
ENCYCLOPÉDIE
DES
SCIENCES
ZOOLOGIE
I
GRANGE BATELIÈRE

GRANDE ENCYCLOPÉDIE ALPHA DES SCIENCES ET DES TECHNIQUES

ZOOLOGIE

I

GRANGE BATELIÈRE, PARIS - ÉDITIONS KISTER, GENÈVE - ÉRASME, BRUXELLES-ANVERS



Publiée sous le haut patronage de :
Messieurs les professeurs :
Jean DORST, membre de l'Institut,
Charles FEHRENBACH, membre de l'Institut,
Roger HEIM, membre de l'Institut,
Monsieur l'amiral André JUBELIN,
Messieurs les professeurs :
Pierre LÉPINE, membre de l'Institut,
Louis LEPRINCE-RINGUET, de l'Académie française,
Jean-François LEROY, professeur au Muséum national d'histoire naturelle,
Henri NORMANT, membre de l'Institut,
Monsieur Jacques PICCARD, docteur ès sciences h.c.

Réalisation	IDÉES ET ÉDITIONS 16, avenue de Friedland, 75008 Paris
Comité de direction	Cristobal de ACEVEDO, Simone DEVAUX, Uberto TOSCO.
Rédaction	Patrick PHLIPONEAU, Françoise MENU, Marie-Noëlle RENARD.
Recherche de l'illustration	Mathilde RIEUSSEC.
Mise en pages	Tito TOPIN et Serge BROCHE.
Illustrations techniques	Richard COLIN.
Coordinateur des dessins	Mario LOGLI.
Fabrication	Émile REGNAULT, Sylvie MARCHAND, Martine TOTIN.
Directeur de la publication	J.P. BRÉVOST.

J. Six

Ont collaboré à ce volume :

A. TÉTRY, pour l'introduction.
J. B. CRUMEYROLLES, pour les Protozoaires.
C. LÉVY, pour les Spongiaires.
J. GOY, pour l'introduction des Cnidaires, les Hydrozoaires et les Cténaires.
A. TIXIER-DURIVAULT, pour les Anthozoaires, à l'exception des Actiniaires et des Scléractiniaires.
A. FRANC, pour les Scyphozoaires.
D. DOUMENC, pour les Actiniaires.
J. P. CHEVALIER, pour les Scléractiniaires.
M. C. DURETTE-DESSET, pour les « Vers » et les Pararthropodes.
Ch. C. EMIG, pour les Phoronidiens.
J. L. D'HONDT, pour les Bryozoaires et les Brachiopodes.
A. FRANC, pour les Mollusques.
J. FOREST, pour les Arthropodes, à l'exclusion des Insectes.
J. CARAYON, pour l'appareil reproducteur des Insectes.
Y. LEROY, pour la morphologie, les fonctions de relation et le comportement des Insectes.
J. MENIER, pour le développement et la croissance des Insectes.
R. DAJOZ, pour la nutrition et l'écologie des Insectes.



Vertut - Atlas Photo

LA ZOOLOGIE

▲ *Déjà au Paléolithique supérieur, les Hommes manifestaient un grand intérêt pour les animaux ; les peintures rupestres de Lascaux, exécutées il y a plus de 10 000 ans, révèlent un remarquable don d'observation.*

Le terme Zoologie est formé de deux mots grecs, zoon = animal et logos = science ; d'après l'étymologie, la Zoologie est la science qui étudie les animaux. Depuis quelle époque l'Homme se préoccupe-t-il des animaux qui l'entourent ? Au Paléolithique supérieur, dès l'Aurignacien et le Magdalénien, l'Homo sapiens qui vivait dans des cavernes comptait déjà des peintres et des sculpteurs animaliers ainsi qu'en témoignent les fresques colorées des grottes de Lascaux, de Niaux (où sont représentés des Chevaux, des Cerfs à ramure développée, des Taureaux, de jeunes Vaches, des Vaches gravides, des Bisons mâles, des Bouquetins), les Bisons d'Altamira, les gravures sur os avec les Rennes de Laugerie, les propulseurs sculptés comme le Faon aux Oiseaux de la grotte du Mas-d'Azil, etc. Ces peintures et sculptures témoignent d'un esprit d'observation aigu et d'une bonne connaissance des animaux ; même un pli cutané à la racine de la queue, bien visible sur les cadavres glacés de Mammouths en Sibérie, figure sur les Mammouths de la grotte de Rouffignac. Dès l'époque préhistorique, l'Homme accordait à la faune une valeur peut-être symbolique (magie de la chasse, importance sexuelle) ; la Zoologie existait déjà, mais son développement a été d'une extrême lenteur.

Cette discipline a beaucoup souffert de la crédulité et de l'imagination humaines qui forgeaient des bêtes et monstres fabuleux ; les superstitions étaient profondément ancrées ; bien des animaux étaient tabous. Pendant l'Antiquité et le Moyen Age, la Nature ne retient pas tellement les esprits, plus attirés par la philosophie et la théologie, avec cependant une exception pour Aristote, qui, comme nous le mentionnerons plus loin, a créé la Zoologie.

La Zoologie scientifique débute avec le XVIIe siècle. Trois facteurs importants en sont responsables : les voyages d'exploration, qui ont beaucoup accru la richesse de la faune connue — le Chimpanzé et l'Orang-Outan sont signalés respectivement en 1641 et 1658 —, les dissections largement pratiquées qui ont révélé les caractères anatomiques des animaux — les authentiques dissections des cadavres humains ont précédé celles des animaux — et l'apparition du microscope qui a révolutionné les recherches zoologiques. Les œuvres des grands microscopistes du XVIIe siècle, R. Hooke, A. Van Leeuwenhoek et J. Swammerdam, ont présenté une importance exceptionnelle tant pour les Invertébrés que pour les Vertébrés. Leeuwenhoek est sans conteste le père de la protistologie et de la microbiologie. De très remarquables études anatomiques sont effectuées dans divers





Bulloz - Petit Palais, Paris

▲ Pendant longtemps, les Hommes ont cru à l'existence d'animaux monstrueux ou dotés de pouvoirs magiques ; les sirènes attiraient, disait-on, les navigateurs grâce à leurs voix mélodieuses.

pays : Hollande (G. Blaes ou Blasius), Angleterre (E. Tyson, W. Harvey), Italie (F. Redi, M. Malpighi, fondateur de l'anatomie microscopique), France (Cl. Perrault entouré d'une équipe de Parisiens), Danemark (N. Sténon, H. Jacobsen, T. et C. Bartholin), Allemagne (J. C. Peyer) ; de formation médicale, ces anatomistes s'intéressaient aux animaux sous l'angle de l'anatomie comparée.

Au cours du XVIIe siècle, la Zoologie s'est considérablement enrichie de faits, mais peu de travaux accordent une part aux idées générales. Avec le XVIIIe siècle, les premières tentatives d'explication de la Nature vont apparaître. Le souci d'apporter de l'ordre dans toutes les formes vivantes avait déjà été manifesté par l'Anglais J. Ray, qui formula dans son Historia plantarum *(1686) un des critères de l'espèce moderne : « Les formes spécifiquement différentes conservent invariablement leur nature spécifique et jamais une espèce ne naît de la semence d'une autre, ni réciproquement. » Linné, en précisant la notion d'espèce et en instaurant une nomenclature méthodique, donnera un cadre précis à la Zoologie, qui prendra un rapide essor.*

Aux côtés de Linné, le XVIIIe siècle compte quelques grands noms : G. L. Leclerc de Buffon consacre à la Zoologie de nombreuses publications ; il est un excellent descripteur des animaux et mentionne pour chacun toutes les données biologiques connues. L. Daubenton, collaborateur de Buffon, créa l'anatomie descriptive des Mammifères. Les études zoologiques se spécialisent : P. Artedi examine les Poissons, Adamson les Mollusques, P. S. Pallas les Vers, Réaumur les Insectes, O. F. Muller les Protozoaires, et P. Lyonet consacre une remarquable monographie à la Chenille du Saule, etc.

Au début du XIXe siècle, l'expansion et l'orientation de la Zoologie seront marquées par les œuvres de Lamarck, de Cuvier, d'É. Geoffroy Saint-Hilaire ; elles fondent l'anatomie comparée et accordent à la classification qui retrace l'histoire de la Vie une valeur synthétique ; la notion de parenté réelle dans les groupes et entre les groupes, c'est-à-dire l'évolution animale, se confirme et marquera intensément la Zoologie du XIXe siècle.

Nous arrêterons à l'aurore du XXe siècle ce rapide historique qui n'a aucune prétention exhaustive. Nous reviendrons d'ailleurs sur les œuvres les plus importantes qui constituent le substratum sur lequel se développa la Zoologie.

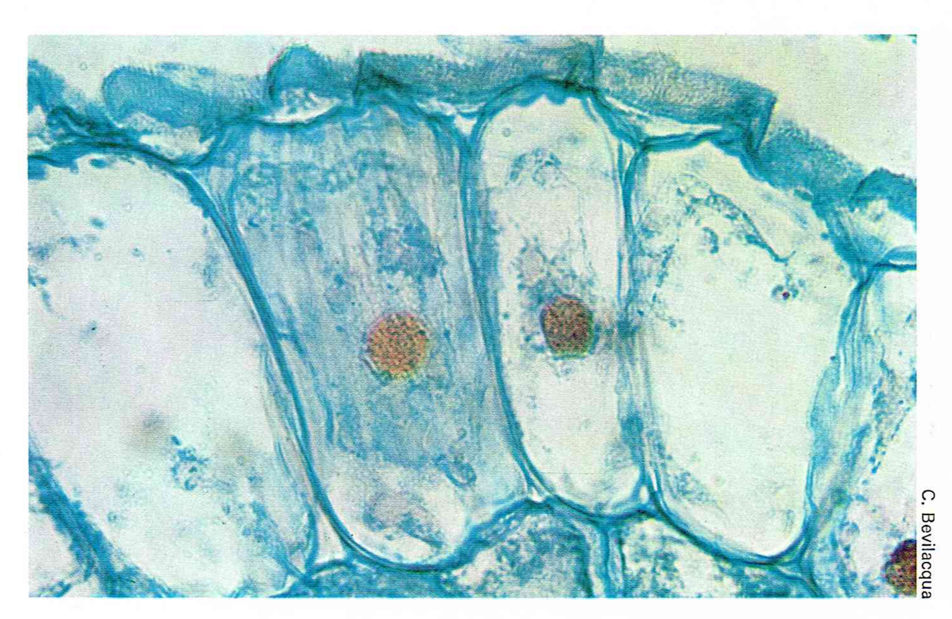
Caractères distinctifs de l'animal

Les animaux constituant l'objet de la Zoologie, cette vieille science contemporaine de l'Homme paléolithique, il convient de préciser ce qu'est un animal, comment il se caractérise, et de voir si sa différenciation est toujours facile.

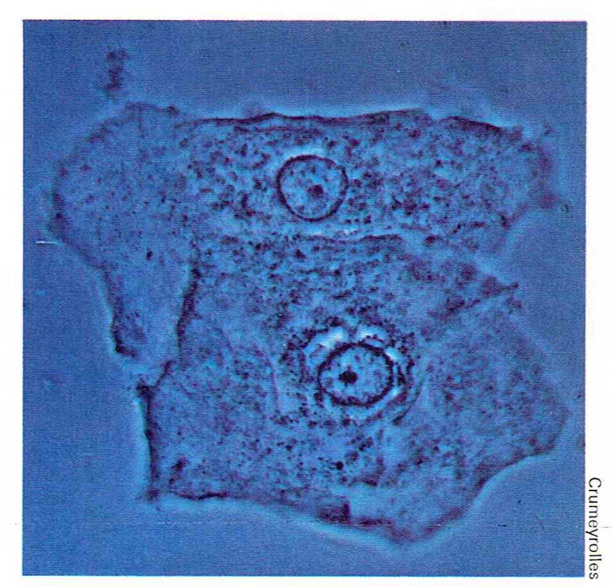
L'animal, comme le végétal, est un être vivant; il possède une forme et une taille définies, il naît, grandit, se multiplie et meurt. L'unité fondamentale de tout être vivant est la cellule. *Les structures des cellules animale et végétale, bien que très voisines, ne sont pas identiques; la membrane cytoplasmique, le cytoplasme, le noyau, des inclusions cytoplasmiques (appareil de Golgi, mitochondries, ergastoplasme) sont communs aux deux catégories de cellules, mais la cellule animale ne possède ni chloroplastes, sites de la chlorophylle, ni membrane cellulosique, ces deux éléments étant particuliers à la cellule végétale. La présence de chlorophylle chez les végétaux retentit sur leur métabolisme cellulaire et les dote d'un pouvoir de synthèse bien supérieur à celui des animaux. En conséquence, le végétal chlorophyllien est toujours* autotrophe, *c'est-à-dire capable de se nourrir grâce à ses propres synthèses. L'animal, au contraire, incapable de réaliser ce type de synthèse, est* hétérotrophe*; pour subsister, il doit se déplacer — son organisation le lui permet — et capturer des proies végétales ou animales qu'il digérera et assimilera. La digestion serait ainsi un phénomène propre aux animaux.*

Certains animaux se composent d'une unique cellule (Protozoaires); d'autres en comptent de nombreuses (Métazoaires). Les Métazoaires, à structure plus ou moins complexe, se reconnaissent aisément : une Girafe, un Ver de terre, un Escargot, une Seiche, un Papillon, une Crevette, une Araignée, un Oursin se différencient nettement des végétaux. Si l'on passe à des animaux plus simples, des ressemblances, des convergences de formes excusent quelques hésitations. Certains Bryozoaires présentent un aspect d'Algue; les Zoophytes (étymologiquement animaux-plantes) figuraient dans les anciennes classifications et encore dans celle de Cuvier. Il faudra attendre 1744 pour que le Français J. A. Peyssonel reconnaisse et fasse admettre la nature animale du Corail, qui était considéré comme un végétal ou comme un minéral produit par un végétal; son manuscrit ne sera publié qu'en 1756 à Londres. Le rattachement des Éponges au règne animal ne date que de 1825.

Mais la distinction entre animal et végétal devient beaucoup plus délicate pour les organismes unicellulaires groupés sous le nom de Protistes (terme de Haeckel). En réalité, les Protistes comprennent deux grands ensembles, les Protistes à affinités animales (Protozoaires), incapables d'effectuer leur synthèse à partir d'éléments simples, et les Protistes à affinités végétales (Protophytes), aptes à réaliser cette synthèse. Hétérotrophie et autotrophie représentent un critère permettant de distinguer Protozoaires et Protophytes. Mais les difficultés surgissent lorsque les caractères ne sont pas bien tranchés ou lorsque des traits différents sont associés. Ainsi, les Flagellés comprennent des Phytoflagellés avec chlorophylle et des Zooflagellés sans chlorophylle; mais un Péridinien phytoflagellé possédant une membrane cellulosique et des chloroplastes se comporte comme



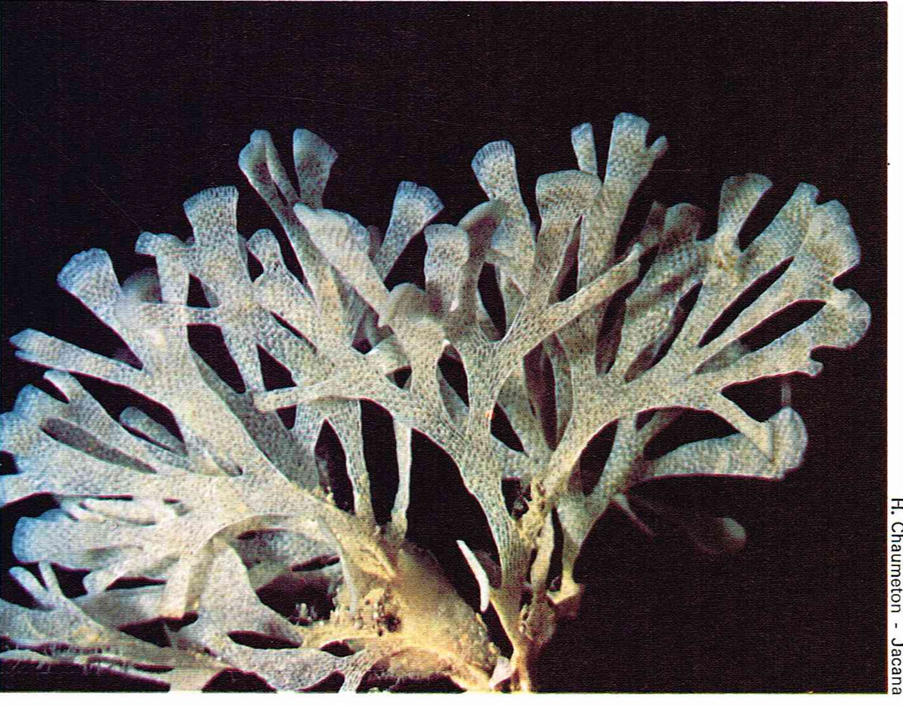
C. Bevilacqua



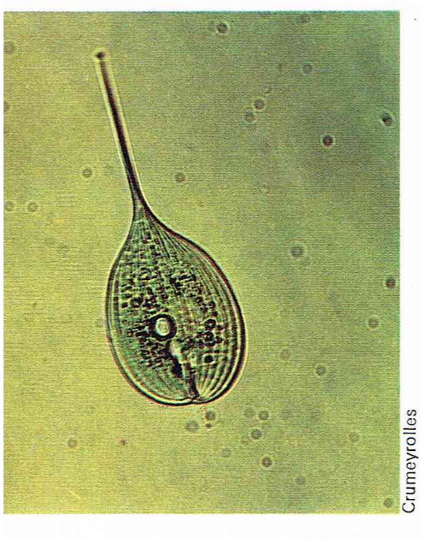
Crumeyrolles

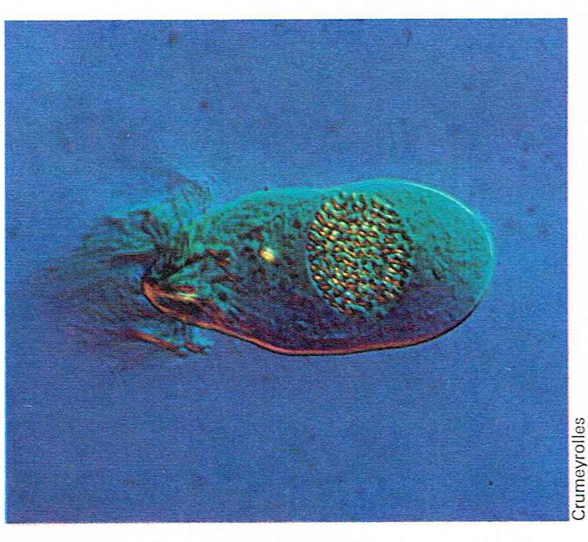
◄▲ Deux types de cellules : cellules végétales, en haut, et animales, à gauche : on peut y voir le noyau et les inclusions cytoplasmiques; la cellule végétale possède en outre une membrane cellulosique.

▼ Il est parfois difficile de distinguer animaux et végétaux. Ce Bryozoaire, présentant un aspect d'Algue, est un exemple de convergence. Il s'agit en fait d'une colonie d'animaux.



H. Chaumeton - Jacana



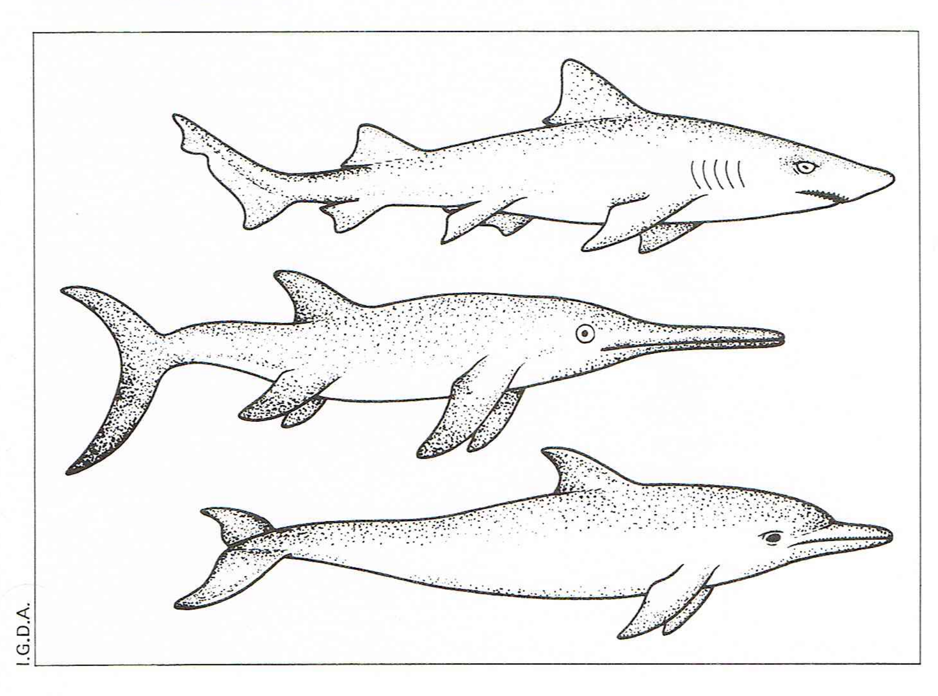


▲ Les Flagellés comprennent des Phytoflagellés à chlorophylle (à gauche, un Euglénien) et des Zooflagellés (à droite, Staurogenina) qui en sont dépourvus.

un animal en capturant, par émission d'une goutte de cytoplasme, des proies qui sont absorbées dans une vacuole. D'autres Phytoflagellés réagissent comme des autotrophes ou comme des hétérotrophes; certaines Euglènes sont autotrophes alors que d'autres, dépourvues de chlorophylle, sont hétérotrophes et se comportent comme des animaux. Même les chloroplastes ne constituent pas un critère rigoureux; des Euglènes cultivées à l'obscurité perdent leurs chloroplastes; comme un plaste ne se multiplie qu'à partir d'un plaste préexistant par division, aucun de ces organismes ne récupérera ses plastes. Replacées dans des conditions normales, ces mêmes Euglènes ne survivront que par hétérotrophie. Physiologiquement, elles se comportent comme des Protozoaires, mais leur morphologie et leur chimisme sont ceux des Protophytes.

Ainsi, aux confins des règnes animal et végétal, se maintient une certaine incertitude sur la qualification de quelques organismes en raison de l'absence de critères absolus. La disparition du pigment chlorophyllien chez les animaux oriente l'évolution animale vers l'hétérotrophie. Ce nouveau type de nutrition requiert l'acquisition de systèmes organiques (système nerveux et muscles) et de mécanismes chimiques assurant l'élaboration d'enzymes, de vitamines, d'hormones indispensables pour l'exercice du pouvoir synthétique.

▼ Un exemple de convergence : adaptation à la nage rapide chez des animaux appartenant à trois groupes différents; le Requin en haut est un Poisson, l'Ichthyosaure au milieu est un Reptile fossile et le Dauphin en bas est un Mammifère.



Richesse faunique

La Zoologie est donc l'étude des animaux et ceux-ci offrent une extraordinaire abondance et une diversification extrême.

Les évaluations estiment que la Terre héberge de un million deux cent mille à un million cinq cent mille espèces animales inégalement réparties dans les embranchements, les plus riches étant ceux des Arthropodes avec plus de neuf cent mille espèces et des Mollusques avec plus de cent mille. Mais beaucoup d'espèces demeurent inconnues soit parce qu'elles appartiennent à des collections non encore examinées, soit parce qu'elles n'ont pas encore été trouvées. Dans aucune région la faune n'est totalement connue, même dans celles qui sont particulièrement fouillées. Un exemple en est donné par la faune marine de Roscoff, étudiée depuis 1871 : d'après un inventaire établi par C. Bocquet (1971), trois cents espèces nouvelles ont été récoltées entre 1945 et 1970; le nombre de Cnidaires connus est passé, entre 1950 et 1965, de cent cinquante-quatre à deux cent treize; le nombre des Annélides s'est élevé de trois cent dix à quatre cent cinquante-sept entre 1951 et 1968. La faune des milieux difficiles à pénétrer et d'exploration incommode (forêts primitives, abysses marins, milieu interstitiel des sables ou des argiles, etc.) réserve encore bien des surprises. Même des animaux de dimensions appréciables ont été signalés assez récemment. L'Okapi, un Giraffidé, a été découvert en 1900 dans les forêts du Congo. Le premier Cœlacanthe (Latimeria) a été pêché en 1938, le deuxième en 1952 près des Comores, dans le canal de Mozambique, à 300 m de profondeur; ces spécimens représentent le seul Poisson Crossoptérygien vivant, véritable relique de l'ère secondaire. Une dizaine d'exemplaires d'un nouveau Mollusque monoplacophore (Neopilina galathea, 37 mm de long sur 35 mm de large) ont été recueillis dans l'océan Pacifique à l'ouest de Costa-Rica par un chalut traîné sur le fond à 3 750 m. Les Pogonophores longs de 5,5 cm à 30 cm, élément caractéristique de la faune benthique des mers d'Extrême-Orient, des fosses des Kouriles et du Japon, ont été connus d'abord grâce à un individu mal conservé (1914), puis grâce à un deuxième (1932); par la suite, de nombreux échantillons permirent une étude détaillée et la création de l'embranchement des Pogonophores (1944). Ces quelques exemples montrent l'approximation des estimations qui doivent être remises à jour.

Disciplines intervenant dans les études zoologiques

Pour prospecter un aussi vaste domaine, la Zoologie, science analytique, recourt à plusieurs disciplines.

La morphologie (morphê = *forme*, logos = *science*) étudie l'aspect extérieur de l'animal, sa forme, ses dimensions, les diverses régions de son corps, sa couleur, ses appendices, ses ornements, ses phanères, etc.

Des ressemblances morphologiques superficielles entre animaux phylétiquement différents mais ayant des modes de vie assez proches retiennent l'attention. Le Requin (Poisson), l'Ichthyosaure (Reptile fossile), le Dauphin (Mammifère) en fournissent un bon exemple : même silhouette hydrodynamique, même aspect de la nageoire dorsale, membres antérieurs en forme de palettes natatoires, nageoire caudale propulsive hétérocerque (deux lobes inégaux). Ces ressemblances qui reflètent une adaptation à un mode de vie identique, la vie en haute mer, constituent des phénomènes de convergence; leur étude relève de la morphologie comparée. Les ailes de Reptiles (Ptérodactyle fossile), des Oiseaux et des Chauves-Souris, les queues préhensiles de divers Mammifères, les formes du bec de l'Ornithorhynque (Mammifère) et des Canards sont des convergences liées respectivement au vol, à la vie arboricole, à une certaine nourriture.

La morphologie de l'animal étant connue, il faut alors analyser son organisation interne, étudier son anatomie grâce à des dissections qui montrent la conformation et les rapports des organes constitutifs des divers systèmes, nerveux, musculaire, squelettique, digestif, respiratoire, circulatoire, excréteur, reproducteur, endocrinien. Cette étude anatomique macroscopique se complète par un examen microscopique des tissus composant les organes, analyse histologique qui nécessite la préparation de coupes fines selon des techniques précises de fixation et de coloration, techniques si variées que des volumes entiers leur sont consacrés. Ainsi s'édifie une conception du plan structural. L'anatomie comparée met en évidence des types d'organisation caractéristiques des grandes divisions du règne animal. C'est alors qu'apparaît la notion d'organes homologues. Ce sont, chez des animaux différents, des organes offrant la même structure fondamentale, le même plan, et ayant conservé les mêmes connexions essentielles avec les organes voisins. L'homologie marque des affinités phylétiques et donc un lien de descendance. La vessie natatoire et le poumon, correspondant tous deux à une évagination du tube digestif antérieur, sont homologues : les parois de la vessie natatoire du Dipneuste forment en se plissant des alvéoles, la structure pulmonaire est réalisée. Chez le Protoptère, la vessie natatoire est devenue un poumon fonctionnel. Le membre antérieur du Cheval et l'aile de l'Oiseau sont homologues. Le plus sûr critère de l'homologie se trouve dans les phases précoces du développement embryonnaire.

A côté des homologies existent aussi des analogies; elles correspondent à des organes semblables ou différents qui exercent à peu près la même fonction chez des types dissemblables, mais qui diffèrent grandement par l'origine ancestrale, par l'ontogenèse, par les connexions avec d'autres organes. L'aile de l'Oiseau et celle de l'Insecte, le poumon du Mammifère et la branchie du Poisson sont des organes analogues.

Morphologie et anatomie étant analysées, les recherches s'orientent vers la physiologie; celle-ci étudie le rôle, la fonction des organes, les corrélations fonctionnelles et les mécanismes qui les règlent.

La description de l'animal se poursuit par l'examen de son mode de reproduction. Cette dernière peut s'effectuer par reproduction sexuée qui exige une sexualisation et la fabrication de



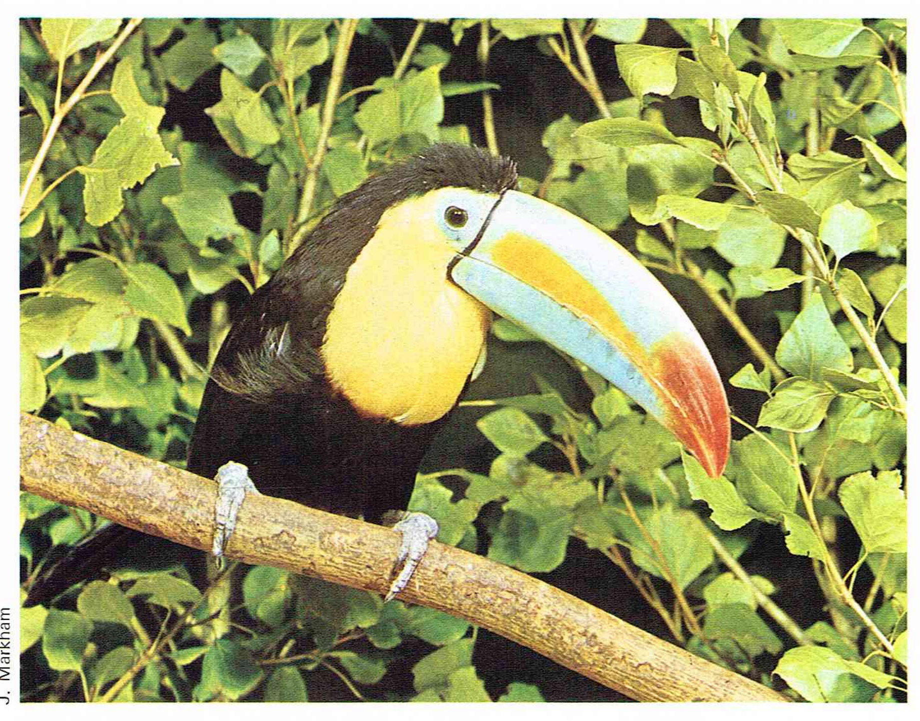
Photo J. Six

▲ Beaucoup d'espèces animales furent longtemps inconnues : l'Okapi (Okapia johnstoni), bien qu'il soit de grande taille, a été découvert seulement en 1900 dans les forêts du Congo.

1
2
3

Richard Colin

◄ Convergence des membres antérieurs adaptés au vol chez trois animaux : un Reptile fossile (1), un Oiseau (2), et un Mammifère, la Chauve-souris (3).



J. Markham

▲ **Les animaux ne sont pas répartis uniformément sur tout le globe : certains sont cantonnés dans une zone d'une région zoologique : on les appelle alors endémiques ; ainsi le Toucan (Rhamphastos sulfuratus) est un Oiseau de la région néotropicale.**

▶ **Le Loir (Glis glis) est un endémique de la région paléarctique.**

▼ **Un exemple d'adaptation à la vie en milieu cavernicole : un Insecte Aptérygote Diploure ; les animaux qui vivent dans les grottes sont généralement peu pigmentés, leurs yeux ont régressé et leurs organes tactiles sont très développés.**



J. Markham

cellules particulières, les gamètes mâles et femelles porteurs du nombre haploïde de chromosomes (N) ; au cours de la fécondation, deux gamètes s'unissent pour former un œuf fécondé ou zygote à 2 N chromosomes (nombre diploïde), point de départ d'un nouvel organisme. La parthénogenèse, cas particulier se rattachant à la reproduction sexuée, consiste dans le développement d'un gamète femelle non fécondé. L'animal peut aussi se multiplier par reproduction asexuée ou agame qui se réalise sans le concours de gamètes ; c'est un mode de multiplication et de propagation par des éléments plus ou moins complexes, les bourgeons, produits par l'organisme-souche.

L'embryologie suit le développement du zygote ou cellule-œuf, qui, par des divisions successives et divers mouvements de territoires sous l'action d'inducteurs et de mécanismes variés, édifie soit un jeune organisme semblable à ses parents, soit une larve qui subit des métamorphoses pour devenir adulte. Les cycles évolutifs sont particulièrement compliqués chez certains parasites dont le développement exige la présence de plusieurs hôtes. L'embryologie comparée révèle parfois la parenté de types apparemment éloignés ; elle permet de déterminer, grâce aux formes embryonnaires, des organismes aberrants et difficiles à identifier.

L'association de ces diverses disciplines fournit une connaissance de l'animal en tant qu'individu, et des rapprochements entre organismes offrant des affinités sont possibles. Il convient de donner à l'animal sa place naturelle dans l'ensemble des animaux, donc de le classer ; ce classement, fondé sur la phylogenèse, c'est-à-dire sur les affinités parentales, relève de la systématique (terme dérivé de l'ouvrage de Linné, Systema naturae, *1758). Pour classer un animal, il existe des règles : celles de la taxinomie* (taxis = *rangement,* nomos = *loi ; terme de Candolle, 1813*) *et de la nomenclature. La taxinomie établit des catégories hiérarchisées, fondées sur des critères. Les règles de nomenclature indiquent comment un nom correct doit être attribué à chaque animal.*

Tout organisme fréquente un grand domaine, ou marin ou dulçaquicole ou terrestre ; il occupe des micromilieux variés (interstices du sol, grottes et cavernes, abysses, vallée montagnarde encaissée, îles, etc.). Chaque habitat comporte des interactions organismes-milieux. La Zoologie interfère donc avec l'écologie (oïkos = *habitat,* logos = *science*) *; C. Bernard l'avait déjà pressenti : « Le conflit — ou la collaboration — entre l'organisme et son milieu est l'existence même de la vie. » Les facteurs du milieu conditionnent l'existence des organismes, leur multiplication, leur déplacement, et, réciproquement, la présence d'organismes modifie les conditions du milieu. Dans un milieu stable, un certain équilibre s'établit, ainsi que le prouve le bon fonctionnement des chaînes trophiques qui s'effectuent entre les producteurs (végétaux chlorophylliens) et les consommateurs (animaux herbivores et carnivores). La vie dans des conditions particulières entraîne des adaptations : adaptations à la vie en altitude, à la vie aquatique, à la plongée, au froid des régions polaires, à la vie désertique, etc. Les organismes adaptés à un milieu présentent un certain nombre de caractères qui leur confèrent un faciès particulier ; on reconnaît aisément des animaux planctoniques, cavernicoles, interstitiels, abyssaux, torrenticoles, etc.*

Il faut encore analyser les mœurs de l'animal, son comportement individuel et son comportement dans des populations plus ou moins denses, la structure et la dynamique des populations, la vie sociale, les notions de territoire et d'espace vital et les rapports des animaux entre eux. Cette analyse éthologique offre un vif intérêt.

La faune n'est pas uniformément répartie sur le globe ; la zoogéographie est l'étude de sa distribution sur tous les continents et dans les océans. Les animaux largement disséminés sur le globe sont des ubiquistes *; plus significatifs sont les* endémiques *qui se cantonnent exclusivement dans une des six grandes régions zoologiques. D'autres formes présentent des distributions discontinues parfois énigmatiques.*

Morphologie, anatomie, physiologie, reproduction, ontogenèse, classification, écologie, éthologie et distribution géographique repré-



G. Giussani

sentent les diverses coordonnées indispensables à une connaissance approfondie des animaux vivants. Mais les recherches limitées aux animaux actuels ne donnent qu'une image partielle du monde animal ; il y manque toutes les formes antérieures qui ont vécu aux diverses époques géologiques. Les plus anciennes, les faunes anté-cambriennes, ont été détruites par le métamorphisme sans laisser de traces. Comme l'a dit Pierre Termier, « la Terre est un livre dont les premiers feuillets ont été brûlés ». Mais depuis le Cambrien, beaucoup d'animaux ont laissé des fossiles ; il est inconcevable de séparer les examens des formes fossiles et actuelles ainsi que semble le justifier le rattachement habituel de la paléontologie à la Géologie. Paléontologie et Zoologie, sciences jumelles, sont seules capables de donner une vue d'ensemble du monde animal et de son évolution.

Bien que science analytique, la Zoologie est à l'origine de synthèses importantes montrant comment se dessinent les étapes successives de l'évolution, les diverses entités se rattachant les unes aux autres dans un ordre hiérarchisé.

Dans cette fresque générale, la classification de la faune tient une large place. Récolte-t-il un animal inconnu ou peu caractéristique, le zoologiste cherche à préciser à quel groupe appartient l'organisme ; quel nom doit-il lui attribuer ? Une description originale d'un animal nouveau repose parfois sur un unique spécimen ; elle sera complétée lors de récoltes ultérieures. Un caractère inaperçu, une erreur d'interprétation d'un trait anatomique modifient une classification et entraînent sa révision. La classification des animaux, œuvre délicate, jamais définitive, toujours en voie d'amélioration, constitue une des préoccupations majeures du zoologiste.

La classification et la nomenclature des animaux

Pour des raisons pratiques et spéculatives, l'Homme a toujours éprouvé le besoin de nommer et de classer les animaux en catégories plus ou moins vastes. Le pêcheur, le chasseur, qui



Ostman - G. Rönn



Archives Longo

▲ ***Deux autres exemples de Mammifères endémiques : en haut, l'Oryctérope*** **(Orycteropus afer)*****, de la région éthiopienne, et en bas le koala*** **(Phascolarctos cinereus)*****, d'Australie.***



T. Okapia

◀ ***Un Primate endémique de la région orientale : l'Orang-Outan*** **(Pongo pygmaeus).**



Frédéric-Jacana

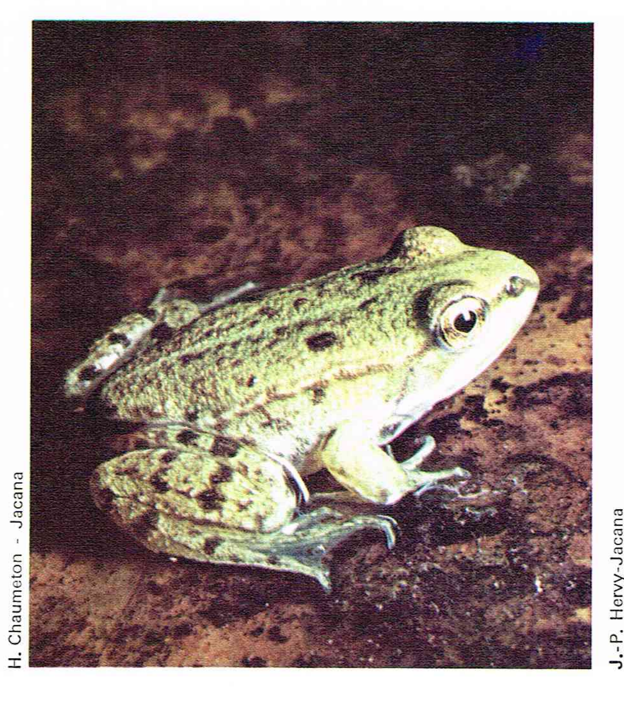
▲ **Le croisement d'espèces différentes est quelquefois possible mais les hybrides sont stériles; tel est le cas du Tigron, hybride résultant de l'union d'un Tigre et d'une Lionne.**

connaissent bien l'animal capturé, ont une notion intuitive de l'espèce. Certains animaux, tout en se ressemblant, présentent des différences morphologiques, physiologiques, écologiques et éthologiques. Prenons l'exemple des Grenouilles, ces Amphibiens de nos régions; un esprit observateur saura découvrir que toutes les Grenouilles ne sont pas identiques. Une Grenouille foncée, brunâtre, ornée d'une tache sombre sur la tempe est terrestre. Elle vit dans des lieux humides et chasse des proies vivantes pendant le jour; elle se rend à l'eau pour hiverner et pour se reproduire. Après une pariade de plusieurs semaines, elle pond; flottant à la surface, la ponte est bien visible. Elle pond aussi en captivité. Une autre Grenouille verdâtre vit sur le bord des eaux. A la moindre alerte, elle se jette à l'eau; son comportement est aquatique. Elle se reproduit plus tardivement; la pariade est plus courte. La ponte plus abondante ne flotte pas; elle se trouve parmi les plantes aquatiques ou sur le fond de la collection d'eau. Elle ne pond pas en captivité. Les deux Grenouilles se différencient aisément; la première est la Grenouille rousse, la seconde la Grenouille verte. Les noms français des espèces domestiques ou des espèces courantes correspondent en général à la catégorie espèce (Chien, Chat, Ane, Cheval...).

Une espèce est reconnaissable par un ensemble de caractères morphologiques, les plus faciles à déceler, physiologiques et chromosomiques. Mais ces critères sont insuffisants; les diverses races de Chiens (lévrier, boxer, basset, danois, épagneul, dalmatien, etc.) diffèrent plus entre elles que le Chien berger allemand ne diffère du Loup ou du Chacal. Un autre critère intervient: les animaux appartenant à la même espèce se reproduisent entre eux ou sont potentiellement capables de le faire dans des conditions normales (sont exclues les conditions d'élevage) et les produits du croisement doivent être féconds entre eux. Cette dernière condition est importante, car des espèces distinctes peuvent se reproduire, mais les hybrides sont stériles. Le croisement de l'Ane et de la Jument engendre un Mulet mâle stérile ou une Mule femelle, rarement féconde avec l'Ane; la Mule produit avec le Cheval des Chevaux mâles et femelles nantis de quelques caractères asiniens. Le croisement inverse Cheval × Anesse engendre un Bardot. Le Bardot mâle est stérile; le Bardot femelle est très rarement fertile. Le Tigre croisé avec une Lionne produit un hybride, le Tigron.

L'espèce, considérée longtemps comme la catégorie la plus inférieure, comprend parfois des sous-espèces qui correspondent à des populations locales d'une espèce cantonnées dans une partie géographique de l'aire de distribution. La notion pratique de l'espèce, catégorie naturelle, s'acquiert assez rapidement; les espèces voisines offrant des caractères communs et supposées avoir une même origine sont réunies dans un genre. Les Grenouilles rousse, verte, agile appartiennent au même genre, ce sont des Grenouilles. La plupart des genres renferment plusieurs espèces; quelques-uns, monospécifiques, ne comptent qu'une seule espèce. Les deux catégories genre et espèce étant précisées, il est loisible d'aborder la nomenclature ou, mieux, de donner un état civil aux animaux.

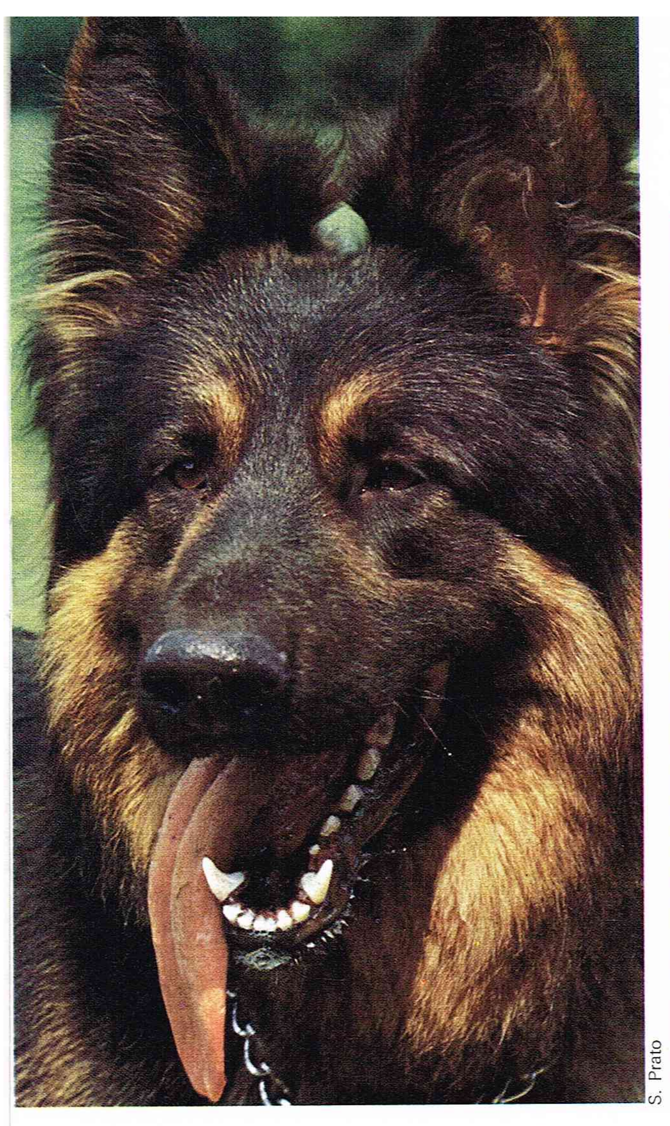
Toute espèce possède deux noms, un nom français courant ou vernaculaire et un nom latin



H. Chaumeton - Jacana

J.-P. Hervy-Jacana

▶ **Deux espèces de Grenouilles, la Grenouille rousse (Rana temporaria), à droite, et la Grenouille verte (Rana esculenta), à gauche, diffèrent notamment par leur couleur, leur habitat et l'époque de la ponte.**



S. Prato



S. Prato

ou scientifique et international. La Grenouille rousse, la Grenouille verte, la Nèpe cendrée, la Sangsue médicinale, l'Abeille, la Roussette, le Lézard des murailles sont des noms courants connus de tous. Parfois les noms vernaculaires changent avec les régions. Ce cas est particulièrement flagrant pour les noms des Mollusques comestibles des côtes bretonne et normande : la Praire, dont le nom scientifique est Venus verrucosa, est nommée parfois Palourde, alors que la vraie Palourde est Venerupis decussata. La faune des pays étrangers porte également des noms vernaculaires anglais, allemands, italiens, etc. ; ces noms vernaculaires traduits en français sont plus que contestables. Le « horned toad » se traduit « crapaud cornu »; il désigne un Reptile, le Lézard cornu ou Phrynosome, et non un Amphibien.

Pratiques, les noms vernaculaires constituent donc souvent des sources d'erreur et d'incompréhension. Aussi, pour remédier à ces inconvénients, le nom courant est doublé d'un nom latin universellement adopté dans les mémoires scientifiques. Cette désignation binominale, établie par Linné dans son Systema naturae (dixième édition, 1758), comprend deux mots latins : le premier, un substantif, s'écrit avec une majuscule et désigne le nom du genre; le deuxième, un adjectif ou un substantif souvent au génitif, a toujours une minuscule même s'il s'agit d'un nom propre correspondant au nom de l'espèce. Les Grenouilles appartiennent au genre Rana, la Grenouille rousse se nomme Rana temporaria, la Grenouille verte Rana esculenta. Les Lézards font partie du genre Lacerta, le Lézard des murailles est Lacerta muralis. La Nèpe cendrée est Nepa cinerea, la Sangsue médicinale Hirudo medicinalis. Le genre Canis comprend le Chien, Canis familiaris, le Loup, Canis lupus, et le Renard, Canis vulpes. A ces deux mots latins, il faut ajouter le nom de l'auteur qui a décrit l'espèce ou seulement son initiale s'il est très connu : Rana esculenta Linné ou mieux Rana esculenta L., Rana fusca Roesel, Hirudo medicinalis L. En général, le nom d'espèce rappelle un caractère de l'animal ou le lieu de récolte ou le nom de l'inventeur de l'espèce.

Selon la règle de priorité, le nom le plus ancien en date à partir de 1758 (année choisie comme origine de la nomenclature, année zéro) doit être retenu s'il est correct. Les autres noms sont mis en synonymie; l'Anguille Anguilla anguilla L. aurait reçu au moins trente-six noms différents d'espèce. Un nom d'espèce ne peut être utilisé qu'une fois dans un même genre. Le nom du genre ne figure qu'une fois dans tout le règne animal.

Les genres établis par Linné comprenaient trop d'espèces; ils ont été subdivisés et remplacés par plusieurs nouveaux noms de genres ou de sous-genres. Mais le nom du grand genre est souvent mieux connu, il est donc souhaitable qu'il subsiste : on indique alors le nom du grand genre, puis le nom du sous-genre entre parenthèses. Le grand genre Helix, qui groupe tous les Escargots, comprend les espèces suivantes : Helix pomatia L., Helix (Cepaea) nemoralis L., Helix (Cryptomphalus) aspersa Müller. Une autre solution consiste à ajouter au nom du grand genre un préfixe; le grand genre Carabus se divise en Autocarabus, Chrysocarabus, Oricarabus, etc.

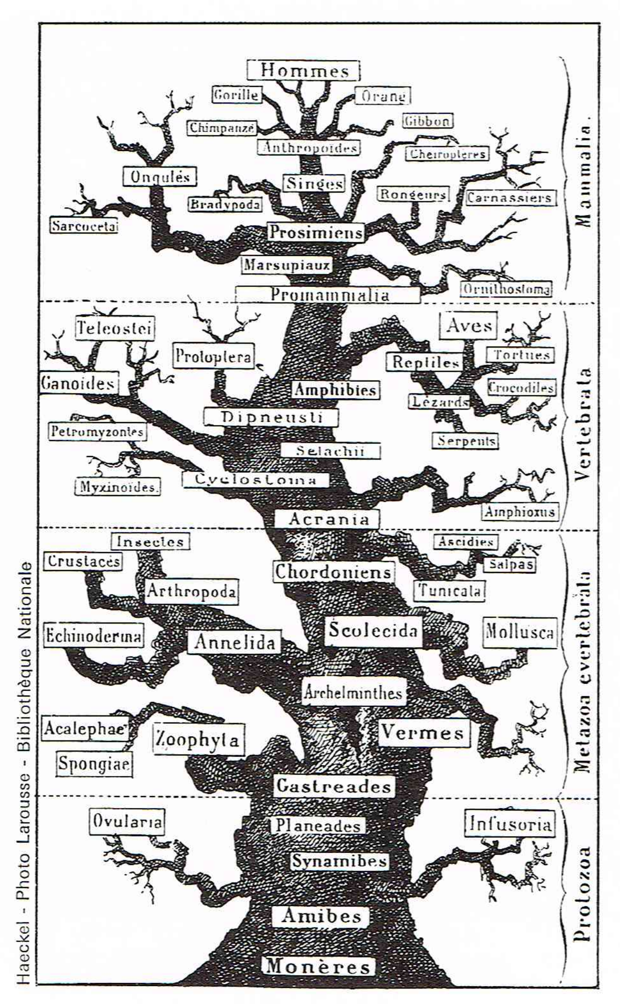
Une dénomination trinominale est souvent utilisée par les ornithologistes et les entomologistes, les espèces d'Oiseaux ou d'Insectes comprenant souvent plusieurs sous-espèces ou

Il existe plus de ressemblance entre le Loup (Canis lupus), à droite, et le Chien Berger allemand (Canis familiaris), à gauche, qu'entre celui-ci et certaines autres races de Chien, tel le Boxer ci-dessous.



A.-P. Rossi

▶ ***Depuis longtemps déjà, les zoologistes ont essayé d'élaborer des arbres généalogiques du règne animal traduisant les liens de filiation entre les divers groupes; celui de Haeckel (1868) en est un exemple.***



Haeckel - Photo Larousse - Bibliothèque Nationale

variétés; le Grand Cormoran de nos côtes se nomme Phalacrocorax carbo *L.; les variétés de Chine et du Japon se nomment respectivement* Phalacrocorax carbo sinensis *et* P. carbo hanedae. *Les désignations tautonymes, peu élégantes, résultent de la loi de priorité. La Tanche se nomme* Tinca tinca *L. Linné avait donné à la Tanche le nom de* Cyprinus tinca. *Cuvier divise le grand genre* Cyprinus *en plusieurs sous-genres et notamment celui de* Tinca. *Il désigne la Tanche par* Tinca vulgaris *Cuvier. Le nom d'espèce le plus ancien doit être conservé;* tinca *remplace* vulgaris *et la Tanche doit se nommer* Tinca tinca *L. ou* Cyprinus (Tinca) tinca *L.*

Après l'espèce et le genre, les catégories de la classification deviennent de plus en plus vastes. Plusieurs genres ayant des affinités forment une famille; *plusieurs familles ayant des affinités constituent un* ordre; *plusieurs ordres sont groupés dans une* classe; *plusieurs classes composent un* embranchement. *La totalité des embranchements correspond au règne animal. Les classifications plus précises, tenant compte de caractères plus nombreux, font intervenir des catégories intermédiaires. Au maximum vingt et une catégories peuvent être reconnues : sous-espèce, espèce, sous-genre, genre, sous-tribu, tribu, sous-famille, famille, super-famille, infra-ordre, sous-ordre, ordre, super-ordre, cohorte, infra-classe, sous-classe, classe, super-classe, sous-embranchement, embranchement, règne. Cette multiplication des catégories intéresse les ordres importants quantitativement. Voici quelques exemples de classifications simples comptant les six catégories classiques et de classifications plus détaillées mettant en évidence des catégories intermédiaires :*

	Chien	*Rat*	*Grenouille rousse*
Espèce	**familiaris**	**norvegicus**	**temporaria**
Genre	**Canis**	**Rattus**	**Rana**
Famille	Canidés	Muridés	Ranidés
Ordre	Carnivores	Rongeurs	Anoures
Classe	Mammifères	Mammifères	Amphibiens
Embranchement	Vertébrés	Vertébrés	Vertébrés

	Chien	*Rat*
Espèce	**familiaris**	**norvegicus**
Genre	**Canis**	**Rattus**
Sous-famille		Murinés
Famille	Canidés	Muridés
Super-famille		Muroïdés
Sous-ordre	Fissipèdes	Myomorphes
Ordre	Carnivores	Rongeurs ou Rodentia
Infra-classe	Eutheria ou Mammifères placentaires	Eutheria ou Mammifères placentaires
Sous-classe	Theria	Theria
Classe	Mammifères	Mammifères
Sous-embranchement	Vertébrés	Vertébrés
Embranchement	Cordés	Cordés

G. Mazza

Dans ces dernières classifications plus complètes, les Vertébrés sont « déclassés » de la catégorie embranchement. Ils passent à celle de sous-embranchement; cette acception n'est généralement pas admise et elle est vraiment superflue.

Selon les critères adoptés, les uns étant plus significatifs que d'autres, et selon les progrès de la phylogenèse, les classifications se modifient, se précisent et se compliquent. Un rapide coup d'œil sur les anciennes classifications préconisées par quelques éminents zoologistes montrera cette évolution.

Quelques classifications anciennes

Le père de la Zoologie, Aristote (384-322 av. J.-C.), connaissait environ quatre cents espèces animales qu'il répartissait en deux grandes classes : les animaux qui possèdent du sang rouge (enaima) et ceux qui en sont dépourvus (anaima); les premiers correspondent aux Vertébrés et les seconds aux Invertébrés. De l'Antiquité, passons au siècle des lumières qui est celui de Linné (1707-1773). En précisant la notion d'espèce, en inventant une nomenclature méthodique, Linné apporte à la classification une base nouvelle et solide. Dans son Systema naturae (édition de 1735), Linné cherche à établir des catégories qui traduisent les affinités des êtres; il ajoute aux caractères extérieurs des caractères anatomiques (conformation du cœur, organes respiratoires et reproducteurs). Il reconnaît six classes, les Quadrupèdes, les Oiseaux, les Amphibiens, les Poissons, les Insectes et les Vers.

En 1806, J.-B. de Monet, chevalier de Lamarck (1744-1829), dans son Tableau du règne animal, distingue les animaux ayant des vertèbres (Mammiaux, appelés plus tard Mammifères, Oiseaux, Reptiles, Poissons) et les animaux qui n'ont pas de vertèbres (Mollusques, Annélides, Crustacés, Arachnides, Insectes, Vers intestinaux, Radiaires et Polypes). En 1807, il ajoute les Infusoires placés à tort dans les Polypes; puis il intercale les Cirripèdes entre les Mollusques et les Annélides. Au total, il reconnaît donc quatorze classes; en 1816, à la suite des travaux de Savigny, il crée la classe des Tuniciers. Encore bien insuffisante, cette classification repose sur un caractère important, la présence ou l'absence de vertèbres.

La classification établie par G. Cuvier (1769-1832), profondément différente, relève de l'anatomie comparée. Dans le Règne animal (1817), il reconnaît quatre formes principales, quatre plans généraux qui correspondent aux Vertébrés, aux Mollusques, aux Articulés et aux Zoophytes; à partir de ces quatre groupes ont été construits tous les autres animaux. Pour la première fois, les fossiles sont associés aux formes vivantes.

Les classifications anciennes n'offrent plus qu'un intérêt pour l'histoire de la Zoologie. Une meilleure connaissance des animaux fait ressortir des types structuraux; des plans d'organisation homogène révèlent la parenté des organismes. Ainsi, les classifications se transforment; elles deviennent évolutives et mettent en évidence la dérivation des formes animales les unes des

▲ ***Malgré son aspect de fleur, cette Anémone de mer*** **(Actinia equina)** ***est un animal appartenant à l'embranchement des Cnidaires.***

▼ ***Un Métazoaire primitif : l'Éponge,*** **Callyspongia vaginalis.**



D. Faulkner

Tronc :

Protozoaires : **Act.**, Actinopodes ; **Inf.**, Infusoires ; **Rhiz.**, Rhizoflagellés ; **Spor.**, Sporozoaires.
Myxosporidies : **Myx.**, Myxosporidies.
Spongiaires : **Spong.**, Spongiaires.
Cnidaires : **Anthoz.**, Anthozoaires ; **Cnid.**, Cnidaires ; **Hydr.**, Hydrozoaires.
Cténaires : **Ctén.**, Cténaires.

Branche de droite :

Plathelminthes : **Cest.**, Cestodes ; **Mono.**, Monogènes ; **Plathel.**, Plathelminthes ; **Trém.**, Trématodes ; **Turb.**, Turbellariés.
Acanthocéphales : **Acant.**, Acanthocéphales.
Priapuliens : **Pri.**, Priapuliens.
Mésozoaires : **Més.**, Mésozoaires.
Némertiens : **Ném.**, Némertiens.
Némathelminthes : **Ech.**, Echinodères ; **Gast.**, Gastérotriches ; **Némath.**, Némathelminthes ; **Némato.**, Nématodes ; **Rotif.**, Rotifères.
Annélides : **Ach.**, Achètes ; **Oligoch.**, Oligochètes ; **Polych.**, Polychètes.
Sipunculiens : **Sipunc.**, Sipunculiens.
Échiuriens : **Échiur.**, Échiuriens.
Lophophoriens : **Brach.**, Brachiopodes ; **Ectop.**, Ectoproctes ; **End.**, Endoproctes ; **Lophop.**, Lophophoriens ; **Ph.**, Phoronidiens.
Chétognathes : **Chétog.**, Chétognathes.
Mollusques : **Aplac.**, Aplacophores ; **Biv.**, Bivalves ; **Céphalop.**, Céphalopodes ; **Gastér.**, Gastéropodes ; **Monoplac.**, Monoplacophores ; **Polyplac.**, Polyplacophores ; **Scaph.**, Scaphopodes.
Pararthropodes : **Onyc.**, Onychophores ; **Tard.**, Tardigrades ; **Li.**, Linguatulides.
Arthropodes : **Tril.**, Trilobites.
— Arachnides :
Aca., Acariens ; **Aran.**, Aranéides ; **Palp.**, Palpigrades ; **Péd.**, Pédipalpes (Uropyges + Amblypyges) ; **Pha.**, Phalangides (= Opilions) ; **Ps. sc.**, Pseudoscorpions ; **Scorp.**, Scorpions.
— Pycnogonides :
Pyc., Pycnogonides.
— Crustacés :
Amp., Amphipodes ; **Bran.**, Branchiopodes ; **Cirrip.**, Cirripèdes ; **Cop.**, Copépodes ; **Décap.**, Décapodes ; **Isop.**, Isopodes ; **Lept.**, Leptostracés (= Phyllocarides) ; **Mysid.**, Mysidacés ; **Ostr.**, Ostracodes ; **Stom.**, Stomatopodes (= Hoplocarides).
— Myriapodes :
Chilop., Chilopodes ; **Dipl.**, Diplopodes ; **Pa.**, Pauropodes ; **Sy.**, Symphiles.
— Insectes :
Anopl., Anoploures ; **Blat.**, Blattides ; **Coléopt.**, Coléoptères ; **Collemb.**, Collemboles ; **Dermapt.**, Dermaptères ; **Dip.**, Diploures ; **Dipt.**, Diptères ; **Éph.**, Éphémères ; **Hétéropt.**, Hétéroptères ; **Homopt.**, Homoptères ; **Hyménopt.**, Hyménoptères ; **Isopt.**, Isoptères ; **Lépidopt.**, Lépidoptères ; **Mant.**, Mantides ; **Odon.**, Odonates ; **Orthopt.**, Orthoptères ; **Panorp.**, Panorpes ; **Plannip.**, Plannipennes ; **Pléc.**, Plécoptères ; **Prot.**, Protoures ; **Psoc.**, Psocoptères ; **Sial.**, Sialidés ; **Streps.**, Strepsiptères ; **Thys.**, Thysanoures ; **Trichopt.**, Trichoptères.



Branche de gauche :

Échinodermes : **Ast.**, Astérides ; **Bl.**, Blastoïdes ; **Crin.**, Crinoïdes ; **Cyst.**, Cystidés ; **Échin.**, Échinides ; **Holot.**, Holothurides ; **Oph.**, Ophiurides.
Pogonophores : **Pogono.**, Pogonophores ;
Stomocordés : **Stomo.**, Stomocordés.
Tuniciers : **Tunic.**, Tuniciers.
Céphalocordés : **Céph.**, Céphalocordés.
Vertébrés.
— Agnathes
— Poissons :
Chond., Chondrichthyens ; **Crossopt.**, Crossoptérygiens ; **Dipn.**, Dipneustes ; **Ostéi.**, Ostéichthyens.
— Amphibiens :
An., Anoures ; **Stégoc.**, Stégocéphales ; **Urod.**, Urodèles.
— Reptiles :
Chél., Chéloniens ; **Croc.**, Crocodiliens ; **Dino.**, Dinosauriens ; **Ich.**, Ichthyosauriens ; **Lép.**, Lépidosauriens ; **O.**, Ophidiens ; **Ptér.**, Ptérosauriens ; **Rh.**, Rhynchocéphales ; **Thério.**, Thériodontes.
— Oiseaux
— Mammifères :
Artiodact., Artiodactyles ; **Carniv.**, Carnivores ; **Cét.**, Cétacés ; **Chirop.**, Chiroptères ; **Condyl.**, Condylarthres ; **Derm.**, Dermoptères ; **H.**, Homme ; **Hyrac.**, Hyracoïdes ; **Insect.**, Insectivores ; **Mars.**, Marsupiaux ; **Monot.**, Monotrèmes ; **Multib.**, Multituberculés ; **Périssod.**, Périssodactyles ; **Pinn.**, Pinnipèdes ; **Probosc.**, Proboscidiens ; **Rong.**, Rongeurs.

Arbre généalogique du règne animal (d'après Cuénot, modifié).
Seuls les classes et les ordres les plus importants figurent dans ce dessin. La classe des Oiseaux n'est pas détaillée en raison de l'abondance des ordres.

Richard Colin

autres, leur succession par filiation ; elles reposent sur la phylogenèse, c'est-à-dire sur l'étude des lignées animales et de leur enchaînement. Un phylum correspond à une lignée de formes vivantes provenant d'une même souche et se succédant par filiation.

G. Mazza

Arbre généalogique du règne animal

Avec le développement des conceptions évolutionnistes, la construction des arbres généalogiques commence. Ceux-ci concrétisent graphiquement les liens de filiation des animaux et leur apparition dans le temps. L'aspect de l'arbre donne l'image de la zoologie d'une époque. Des arbres différents se succèdent ; les plus anciens étaient souvent fantaisistes. Peu à peu, les divergences s'amenuisent et les zoologistes s'accordent sur les grandes lignes de l'arbre ; ne subsistent plus que des différences sur des questions de détail.

Trois arbres conçus indépendamment, à peu près à la même époque, présentent une grande ressemblance ; ce sont ceux de Heitz (1939), de L. Cuénot (1940) et d'A. Vandel (1949).

Ces trois arbres ont en commun un axe en forme d'Y sur lequel s'attachent les divers phylums ou embranchements ou clades (clados = branche) comme des branches sur un tronc. Un phylum important se divise en classes, ordres, familles et présente un aspect buissonnant. Quelques phylums fort petits ne comptent que deux genres (Phoronidés) ou trois genres (Priapuliens) ou six genres (Chétognathes). Inégal par l'importance numérique, le phylum est autonome et correspond à un palier évolutif caractérisé par un type original d'organisation.

L'arbre généalogique conçu par L. Cuénot (1866-1951) se présente ainsi : la base de l'arbre se fixe dans une zone où vivant et non-vivant se distinguent difficilement (ultravirus, virus-protéine cristallisable) ; à son départ, la base porte les microbes et les Protistes d'où partent les clades végétaux et le premier grand clade animal, les Protozoaires, animaux composés d'une cellule unique, mais souvent d'une organisation fort complexe. Les Myxosporidies qui faisaient partie de cet embranchement sont actuellement considérées comme formant un embranchement indépendant, mais issu de celui des Protozoaires. Tous les autres animaux comprennent plusieurs cellules ; ce sont des Métazoaires ou Pluricellulaires. L'association cellulaire se faisait déjà sentir chez certains Flagellés et Infusoires qui possédaient une structure syncytiale (cytoplasme avec de nombreux noyaux sans aucune cloison isolant les noyaux). Chez les Métazoaires, des cellules spécialisées s'associent pour former des tissus qui composeront les organes. Les premiers Métazoaires sont des diploblastiques, c'est-à-dire qu'ils possèdent deux feuillets embryonnaires, l'ectoderme ou feuillet externe et l'endoderme ou feuillet interne ; les diploblastiques sont dépourvus de tête (acéphales) ; aucun ne présente de céphalisation.

Au-dessus du clade des Protozoaires se trouve le clade des Spongiaires ; ce sont les Métazoaires diploblastiques les plus simples, privés d'organes définis, mais ayant des cellules différenciées (cellules plates ectodermiques, cellules contractiles, cellules mobiles, cellules sexuelles, cellules à collerettes ou choanocytes, cellules sécrétrices des spicules et de spongine, cellules nerveuses).



A. Margiocco

Au-dessus des Spongiaires, l'organisation se complique par la présence d'une cavité cœlentérique ayant le double rôle d'une cavité intestinale et d'une cavité générale. Elle caractérise le clade des Cnidaires et celui des Cténaires qui autrefois étaient réunis sous le nom de Cœlentérés. Les Cnidaires à symétrie radiaire et les Cténaires à symétrie bilatérale se présentent comme une gastrula comprenant à l'extérieur un épiderme à cellules prismatiques et à l'intérieur l'endoderme qui tapisse la cavité digestive ; entre les deux se trouve la mésoglée, sorte de gelée riche en eau (95 %). La différenciation cellulaire est encore assez sommaire. Le système nerveux forme des réseaux sous-épithéliaux ; les organes sensoriels définis comprennent des organes tactiles, visuels, des chimiorécepteurs, des statorécepteurs. Une cellule spécialisée, le cnidoblaste ou cellule urticante, caractérise les Cnidaires. Les Cténaires possèdent des colloblastes servant à la capture des proies.

Une nouvelle phase ontogénétique caractérise tous les autres Métazoaires. Ils sont triploblastiques, c'est-à-dire qu'ils possèdent trois feuillets embryonnaires ; entre les deux premiers feuillets, ectoderme et endoderme, se développe un troisième feuillet, le mésoderme, qui est à l'origine des éléments du conjonctif, du squelette, des muscles, du sang, des organes excréteurs. Il participe également à la formation des cavités du corps. Cette formation revêt trois aspects. 1° Le

Un Poisson, **Salmo gairdneri**, ***un Amphibien, la Salamandre*** **(Salamandra salamandra)**, ***un Oiseau, le Macareux*** **(Fratercula arctica)**, ***et un Reptile,*** **Micrurus diastema.**



J. Markham

J.-H. Tashjian



mésoderme massif forme un parenchyme de remplissage entre la paroi du corps et le tube digestif qui est la seule cavité de l'organisme; l'anus n'existe pas. Cette organisation définit les triploblastiques accœlomates *(Plathelminthes). 2° Le mésoderme ne donne pas de parenchyme; entre la paroi du corps et le tube digestif persiste un reste plus ou moins grand de la cavité de la blastula (blastocœle primitif). Cette cavité nommée pseudocœle ou faux cœlome se trouve chez les Némathelminthes qui sont des* pseudocœlomates. *Souvent considérés comme des accœlomates, ils sont réunis avec eux. 3° Le mésoderme se creuse d'une cavité générale close, le cœlome, dans laquelle se trouvent les viscères. Le cœlome est soutenu par un mésentère formé de deux parois : une paroi externe, la somatopleure, disposée sous l'ectoderme et composée de muscles circulaires et longitudinaux; la paroi interne, la splanchnopleure, accolée au tube digestif, constitue la musculature de l'intestin. Un endothélium péritonéal recouvre somatopleure et splanchnopleure. Le cœlome renferme le liquide cœlomique. Dans certains groupes, le cœlome typique s'oblitère et des lacunes subsistent seulement. Les triploblastiques dotés d'un cœlome sont des* cœlomates. *Les triploblastiques accœlomates, pseudocœlomates et cœlomates possèdent une symétrie fondamentalement bilatérale; ce sont des* bilatéraux *ou* artiozoaires.

A partir de la bifurcation de l'Y en deux branches, l'état triploblastique est réalisé; en même temps apparaît un intestin autonome avec une bouche, souvent avec un anus, et indépendant des autres cavités du corps. Sur la branche droite de l'Y s'insèrent d'abord des embranchements dont les représentants sont dépourvus de vrai cœlome (*embranchements ou clades des* Plathelminthes, Mésozoaires, Acanthocéphales, Priapuliens, Némertes, Némathelminthes), *puis ceux qui correspondent aux vrais cœlomates* (Lophophoriens, Annélides, Mollusques, Chétognathes, Arthropodes aberrants *et* Arthropodes). *Sur la branche gauche de l'Y se trouvent uniquement des cœlomates appartenant aux embranchements ou clades des* Échinodermes, Pogonophores, Stomocordés, Tuniciers, Céphalocordés *et* Vertébrés.

En dessous de la ligne horizontale se place le milieu aquatique et au-dessus le milieu terrestre. Celle-ci marque donc le passage de la vie aquatique à la vie terrestre; les groupes aquatiques (portions proximales et médianes des deux branches de l'Y) possèdent quelques représentants terrestres (des Sangsues, Oligochètes, Crustacés, Gastéropodes, les Péripates). Les groupes terrestres correspondent aux extrémités distales des deux branches de l'Y, les Vertébrés à partir des Amphibiens et les Arthropodes à respiration aérienne s'effectuant par des poumons ou des trachées (Arachnides, Diplopodes, Chilopodes et surtout Insectes). Parmi les groupes de Vertébrés terrestres, quelques-uns sont redevenus aquatiques (Serpents marins, Ichthyosaures, Plésiosaures, Tortues, Crocodiles, Cétacés, Siréniens).

Le temps ne figure pas dans cet arbre généalogique; cette dimension peut être négligée par rapport à l'évolution cladique. Tous les clades connus à l'état fossile existaient déjà au Paléozoïque. Mais le temps devrait figurer dans l'arbre généalogique d'un clade afin de fixer les époques d'apparition des diverses classes, des ordres et des familles.

Caractères distinctifs des deux branches de l'Y

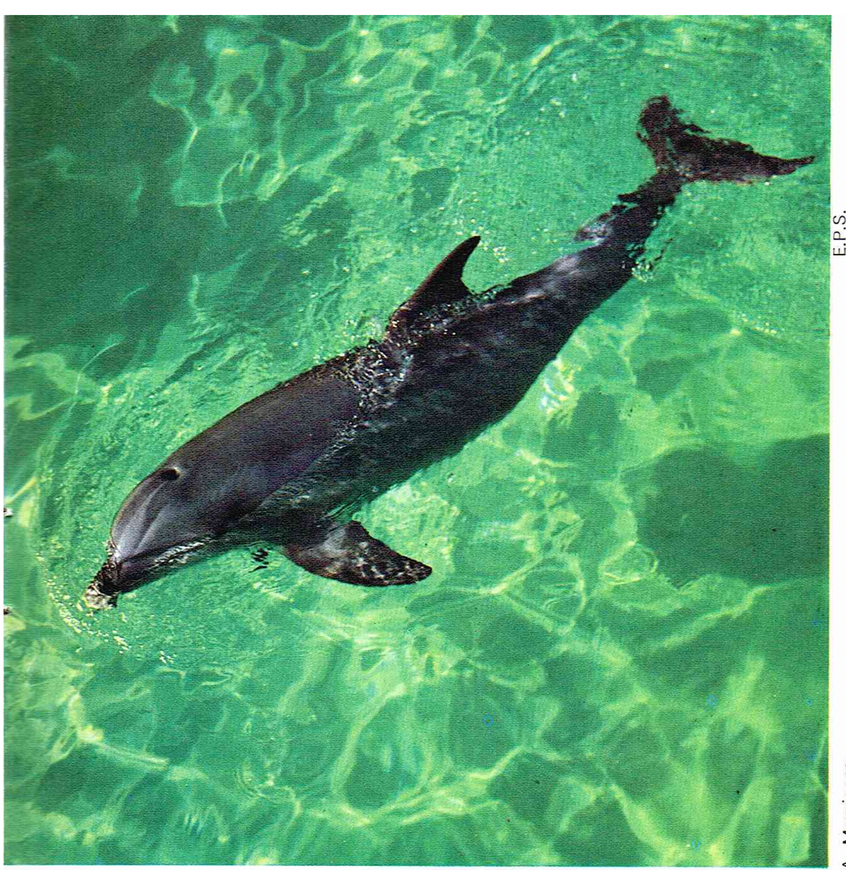
Plusieurs caractères permettent de distinguer les deux branches de l'Y. Les deux plus importants intéressent la destinée du blastopore et la position du système nerveux. Dans une des lignées, le blastopore de la gastrula participe à la formation de la bouche et jamais à celle de l'anus; cette lignée, celle des Protostomiens, *correspond à la branche droite à partir des Annélides. L'autre branche est celle des* Deutérostomiens *(deuteros = en second lieu), chez lesquels le blastopore donne l'anus; la bouche est une néo-formation.*

Chez les Protostomiens, le système nerveux comprend, outre un cerveau antérieur, une chaîne formée de ganglions; elle est ventrale et disposée sous le tube digestif. Ces animaux sont des hyponeuriens. *Leur corps se compose de parties qui se répètent régulièrement selon une disposition métamérique ou segmentaire. Des constrictions extérieures délimitent chaque segment, qui renferme une paire de ganglions nerveux, une paire d'organes excréteurs, une paire de sacs cœlomiques. Les Annélides Polychètes présentent cette structure archaïque. Chez les autres Protostomiens, la métamérisation peut être plus ou moins masquée.*

Les Deutérostomiens, quant au système nerveux, se divisent en deux groupes : Échinodermes, Pogonophores et Stomocordés sont des épithélioneuriens, *c'est-à-dire que le système nerveux épithélial ou sous-épithélial se compose de plexus ou de cordons. Tuniciers, Céphalocordés et Vertébrés possèdent un système nerveux disposé au-dessus du tube digestif, ce sont des* épineuriens. *De plus apparaît, entre le tube digestif et le système nerveux, un axe squelettique médiodorsal, élastique, la* corde; *la présence de cette corde justifie que les trois embranchements soient parfois réunis sous le terme de Cordés.*

Dans la branche des Protostomiens, hyponeuriens, le squelette correspond à un exosquelette chitineux ou à une coquille externe. Cette branche comprend aussi de nombreux cas de parasitisme total et déformant, alors que l'autre branche présente quelques cas de commensalisme et de pseudo-parasitisme. Quelques Mollusques et Arthropodes possèdent un pigment respiratoire, l'hémocyanine, qui renferme du cuivre; ce pigment n'existe pas dans l'autre branche.

De bas en haut de l'arbre généalogique, une complexité croissante se manifeste. L'anatomie révèle la complexité progressive du système nerveux dans les deux branches. Elle détermine un psychisme de plus en plus élevé; de la base de la branche au sommet s'observent des comportements innés (réflexes, tropismes, instincts), puis des comportements acquis (habitudes, actes de mémoire, actes intelligents). Les premiers Arthropodes montrent un psychisme simple alors que les Insectes, placés au sommet du clade, jouissent d'un psychisme élevé, tout spécialement les Insectes sociaux (Termites, Fourmis, Guêpes, Abeilles). Le même phénomène se répète chez les Mollusques; les Lamellibranches et les Gastéropodes possèdent un psychisme simple, les Céphalopodes, qui occupent le sommet du clade, distinguent les formes et les couleurs et sont capables d'un apprentissage assez difficile. Le système nerveux complexe et condensé est entouré d'une capsule cartilagi-



E.P.S.



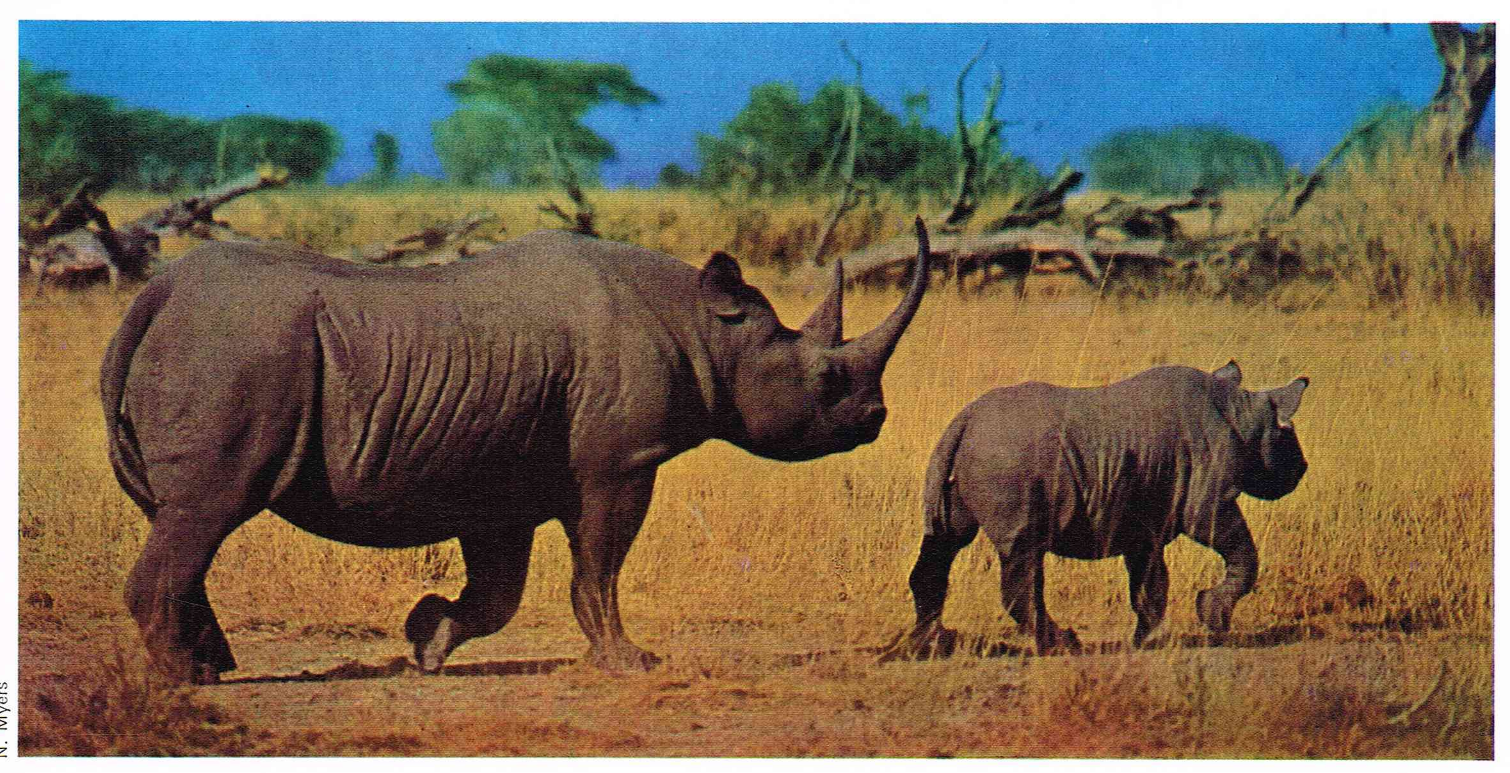
A. Margiocco

neuse; leurs yeux camérulaires rappellent ceux des Vertébrés.

Dans l'autre branche, chez les Vertébrés, le cerveau devient de plus en plus compliqué avec un maximum de complexification chez les Mammifères en raison du développement du néocortex, encore peu important chez les Monotrèmes, les Marsupiaux, les Insectivores et les Rongeurs; il s'accroît bien davantage chez les Carnivores, les Cétacés et les Primates.

L'importance des organes des sens se modifie dans les deux branches. Les organes olfactifs, récepteurs spécialisés de la sensibilité chimique, prédominent dans les clades de la base des branches; puis leur importance s'estompe au profit des récepteurs optiques. Les Turbellariés, les Annélides, de nombreux Mollusques sont des olfactifs alors que les Céphalopodes, les Crustacés supérieurs, les Insectes sont des visuels. La même tendance s'observe chez les Mammifères : Marsupiaux, Édentés, Rongeurs sont macrosmiques et le rhinencéphale ou cerveau olfactif présente un grand développement quantitatif. Les Primates et l'Homme sont microsmiques. La région occipitale du néocortex ou zone optique prend une importance particulière, alors que le volume du rhinencéphale est réduit, mais son rôle n'en est pas pour autant négligeable; l'expérimentation et la clinique ont prouvé que le rhinencéphale ou système limbique est le grand centre régulateur des pulsions affectives et instinctives (agressivité, libido, etc.) qui exercent une influence notable sur le fonctionnement organique.

Les Mammifères ont conquis les milieux aquatique, aérien et terrestre. A gauche en haut, le Dauphin, excellent nageur; à droite en haut, une Chauve-souris, Mammifère adapté au vol; en bas, le Rhinocéros.



N. Myers

Classification évolutive. Ses difficultés

La classification méthodique des animaux est l'objet fondamental de la Zoologie. Les classifications ne sont pas définitives; elles traduisent l'état des connaissances et sont en harmonie avec la science d'une époque. Les classifications se fondant sur des arguments uniquement morphologiques ont vécu; ces critères, les plus anciens, les mieux connus et les plus faciles à observer, ont été remplacés par des critères anatomiques, physiologiques, écologiques, éthologiques, génétiques et paléontologiques. L'association de critères plus diversifiés fournit des justifications beaucoup plus rigoureuses des catégories.

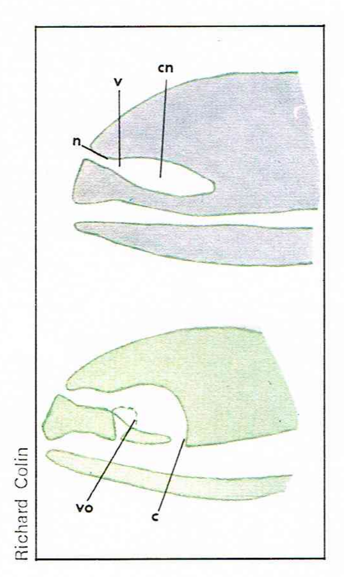
Actuellement toute classification doit être naturelle, c'est-à-dire évolutive, et reposer sur la phylogenèse. Dans cette perspective, strictement appliquée, comment se présentera la classification des Vertébrés dans ses grandes lignes? En 1927, E. A. Stensiö démontrait que les Cyclostomes provenant de l'ère primaire présentaient un caractère particulier, l'absence de mâchoire; cette structure, l'agnathisme, *marquait le point de départ de l'évolution des Vertébrés. Les Agnathes ou Cyclostomes constituaient la classe la plus primitive des Vertébrés. Au caractère absence de mâchoires s'opposait le caractère présence de mâchoires, définissant les* Gnathostomes, *qui englobent les Poissons, les Amphibiens, les Reptiles, les Oiseaux et les Mammifères.*

Les Poissons constituent une catégorie totalement hétérogène malgré leur organisation générale et leur mode de vie. Des travaux récents préconisent l'élévation au rang de classe des Chondrichthyens ou Poissons cartilagineux, autonomie justifiée par l'originalité de ces animaux. Les Poissons comprennent encore l'immense classe des Ostéichthyens ou Poissons osseux, qui réunit des ensembles aussi dissemblables que les Actinoptérygiens (Poissons actuels comprenant les Téléostéens, les Holostéens et les Chondrostéens), les Dipneustes ou Poissons pulmonés et les Crossoptérygiens (Cœlacanthes actuels et Rhipidistiens fossiles du Dévonien et du Permo-Carbonifère).

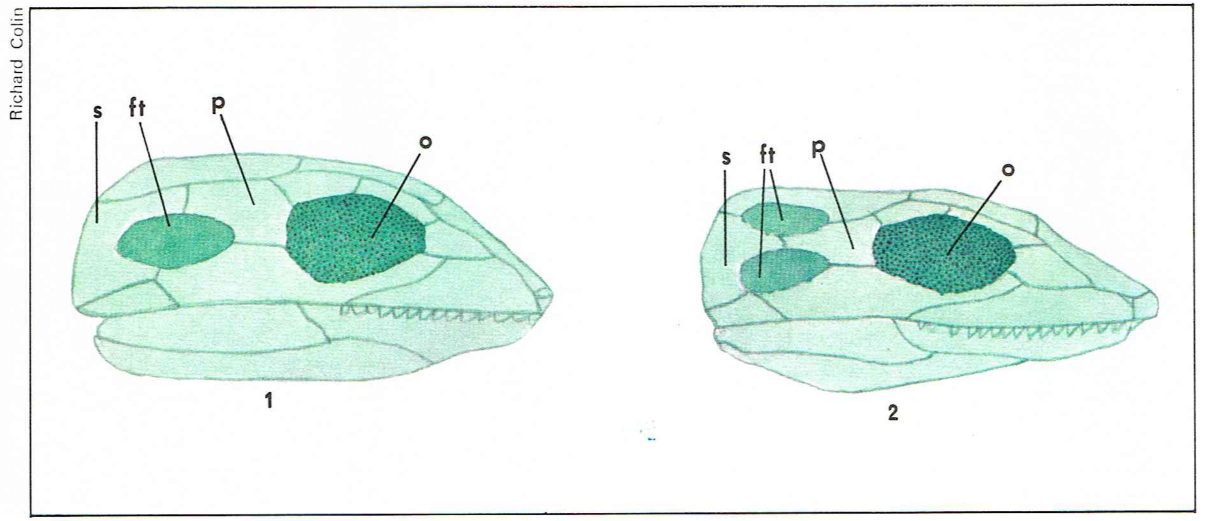
Ces Rhipidistiens, souche des Vertébrés terrestres, inaugurent une nouvelle structure, la choane, *communication entre la cavité nasale et la cavité buccale; le fond du sac olfactif descend vers la cavité buccale, débouche dans son plafond par la choane. Les choanes apparaissent chez les Rhipidistiens (les Cœlacanthes en sont dépourvus) et se maintiennent chez tous les Vertébrés terrestres avec une tendance à leur déplacement vers l'arrière; la formation de crêtes palatines et leur soudure en un palais secondaire agrandissent les fosses nasales, et les choanes s'ouvrent dans le pharynx chez les Mammifères. Les Choanata comprennent à partir des Crossoptérygiens Rhipidistiens tous les Vertébrés terrestres.*

Ces Vertébrés terrestres ou Tétrapodes marquent une nouvelle étape; ils portent des pattes toutes construites sur le même modèle et présentant des adaptations à divers modes de vie. Alors que les Poissons étaient inféodés au milieu aquatique, les Amphibiens, comme leur nom l'indique, mènent une double vie, aquatique à l'état larvaire, terrestre à l'état adulte; à partir des Reptiles, les Tétrapodes se libèrent du milieu aquatique. Ce profond changement de vie nécessite des novations structurales et fonctionnelles (poumons remplaçant les branchies, pattes se substituant aux nageoires, développement d'annexes embryonnaires).

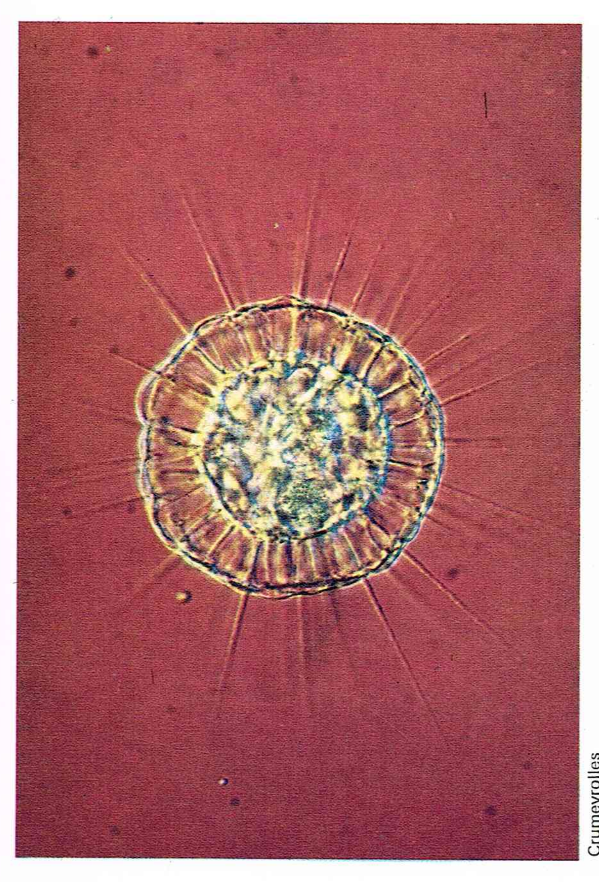
La classe des Amphibiens est-elle homogène? Non, elle semble diphylétique; les Rhipidistiens, Crossoptérygiens à choanes, comprennent les Ostéolépiformes et les Porolépiformes, dont les anatomies diffèrent totalement. Les premiers sont à l'origine des Anoures en passant par les Stégocéphales labyrinthodontes. Les seconds sont à l'origine des Urodèles; actuellement aucun terme de passage n'est connu entre Rhipidistiens et Urodèles. La classe des Reptiles n'est pas davantage homogène et réunit deux lignées indépendantes, d'une part les Sauropsidés (Reptiles actuels et Reptiles fossiles alliés, Oiseaux), et d'autre part les Théropsidés (Reptiles mammaliens fossiles, Pélycosaures et Thérapsidés, Mammifères). Les plus anciens Théropsidés vivaient au Primaire. Les Sauropsidés apparaissent au Trias; leur apogée date du Jurassique et du Crétacé. Ce diphylétisme des Reptiles repose sur plusieurs caractères. Les crânes des Reptiles mammaliens et des Mammifères sont synapsides : *ils possèdent une seule fosse temporale. Cette disposition se manifeste déjà chez les Pélycosauriens du Carbonifère supérieur (trois cents millions d'années). Pendant plus de cent millions d'années, ils évoluent et se diversifient en de nombreux groupes chez lesquels les caractères mammaliens apparaissent : réduction du nombre des os crâniens, formation d'un palais*



▲ Les choanes mettent en communication fosse nasale et cavité buccale; elles sont apparues chez les Rhipidistiens, ancêtres des Vertébrés terrestres chez lesquels on les retrouve. n : narine; v : vestibule; cn : cavité nasale; vo : organe voméro-nasal; c : choane. (Région antérieure d'un Poisson, en haut, et d'un Tétrapode, en bas.)



▶ Représentation schématique de la disposition des fosses temporales chez deux types de Reptiles : 1 : type synapside; 2 : type diapside; p : os post-orbitaire; s : os squamosal; ft : fosse temporale; o : orbite.



◀ *La microscopie a fait d'énormes progrès et il existe actuellement de nombreux types de microscopes permettant une étude de plus en plus approfondie.*
Actinosphaerium, *un Protozoaire Actinopode vu au microscope à contraste interférentiel.*

Crumeyrolles

secondaire, réduction des os de la mandibule (seul le dentaire persiste), nouvelle articulation mandibulaire entre le squamosal et le dentaire (l'articulation mandibulaire reptilienne s'effectue entre le carré et l'articulaire), participation de quelques os mandibulaires reptiliens à la chaîne d'osselets de l'oreille moyenne du Mammifère (le carré deviendra le marteau et l'articulaire l'enclume), évolution de la denture, qui s'oriente vers la denture spécialisée des Mammifères. Les Reptiles sauropsidés sont diapsides*; ils possèdent deux fosses temporales.*

Les appareils circulatoires des Reptiles actuels et des Oiseaux d'une part et ceux des Mammifères d'autre part présentent une anatomie différente en raison de l'évolution de l'arc branchial IV; cet arc ou arc systémique donne les crosses aortiques qui s'unissent pour former l'aorte dorsale. Les deux crosses aortiques droite et gauche, présentes chez tous les embryons de Vertébrés, n'existent que chez les adultes d'Amphibiens et de Reptiles. La crosse gauche disparaît chez les Oiseaux; chez les Mammifères, seule la crosse gauche se maintient.

Une conclusion s'impose : la classification classique des Vertébrés reconnaissant des classes tout à fait hétérogènes ne donne pas une image exacte de la phylogenèse. Il est évident qu'il faut établir une classification évolutive réunissant les formes fossiles et actuelles. Cette classification représente une tâche ardue qui exige une connaissance approfondie de l'anatomie des fossiles. Ses progrès sont solidaires de l'abondance des formes fossiles, dont certaines seront peut-être des formes intermédiaires confirmant les liens de filiation soupçonnés ou méconnus.

Une classification doit être pratique et d'un emploi facile; qualités qui n'affectent pas la classification évolutive, encore en élaboration. Elle exige l'abandon ou la modernisation de certains termes habituels; cette attaque contre la routine est difficile à mener. Les ouvrages didactiques adoptent avec beaucoup de réticence les changements; l'embranchement des Cœlentérés doit disparaître et être remplacé par les embranchements des Cnidaires et des Cténaires. Un autre exemple est donné par les « Vers » : dans les anciennes classifications, l'embranchement des Vers a subi de nombreuses vicissitudes. Des classifications modernes ont retenu une classe des Vers; totalement hétérogène, elle ne correspond à rien, mais elle a la vie dure. Elle doit céder la place à une série d'embranchements indépendants : Plathelminthes, Acanthocéphales, Némertes, Némathelminthes, Annélides, Priapuliens, Sipunculiens, Échiuriens. Les dénominations Poissons, Amphibiens, Reptiles devraient s'effacer, mais de nouveaux termes constitueraient une source de confusion. Momentanément, il faut encore les garder en sachant qu'elles désignent des classes hétérogènes et artificielles composées de lignées indépendantes et ayant des origines différentes.

La classification classique fondée sur des degrés d'organisation est à peu près satisfaisante lorsqu'on n'envisage que les formes actuelles; les catégories taxinomiques définies présentent un ensemble de caractères communs. Mais les recherches doivent tendre à l'édification d'une nouvelle classification en harmonie complète avec la phylogenèse.

Techniques et organisation de la recherche zoologique

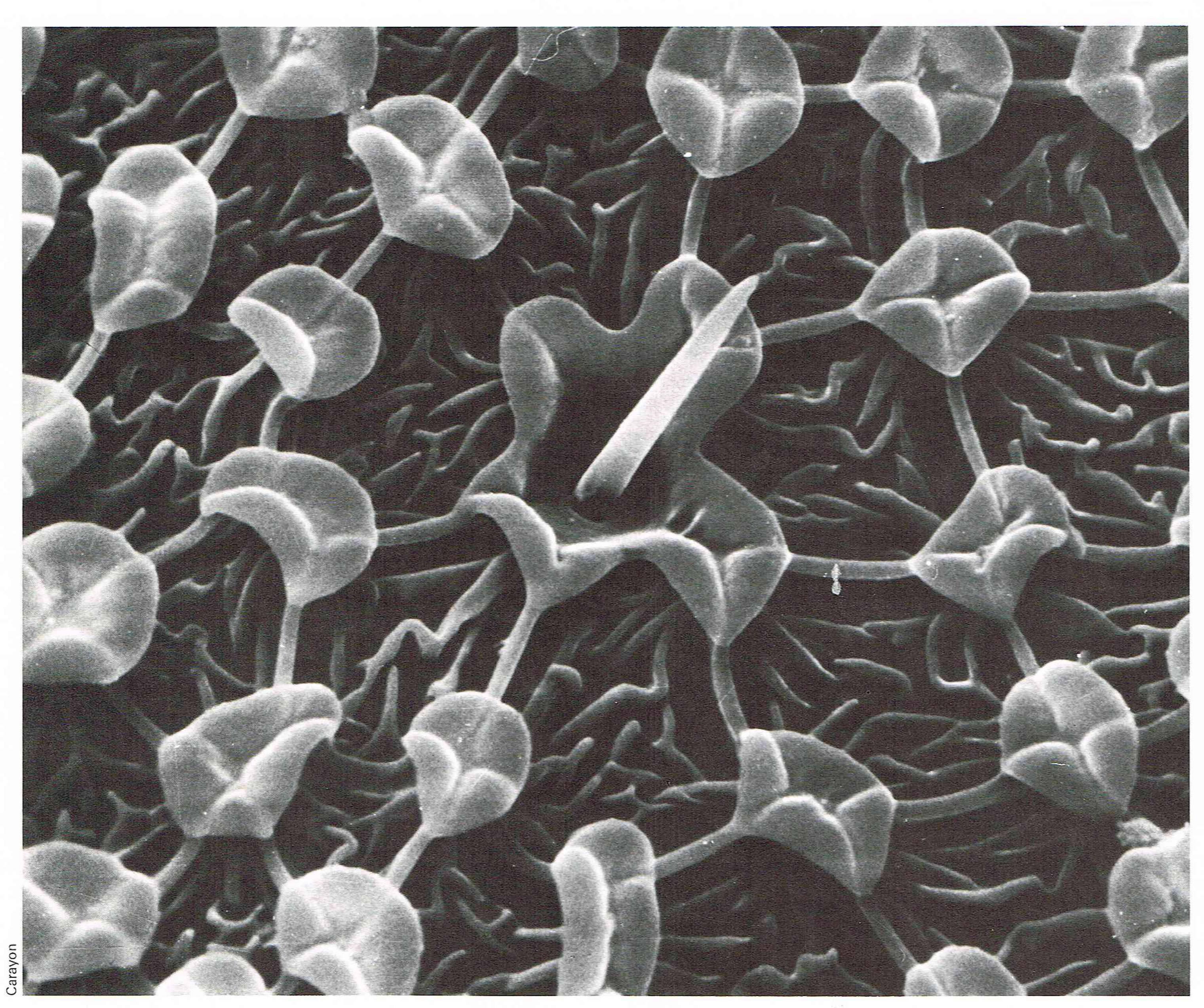
*La Zoologie progresse aussi bien dans l'enrichissement de l'inventaire faunique que dans une connaissance plus approfondie du monde animal. Quels sont les moyens et les techniques qui conditionnent ses progrès? L'amélioration des diverses techniques commencée au XVIII*e *et au XIX*e *siècle s'est poursuivie au XX*e *siècle et témoigne d'une intense accélération pendant les dernières décennies.*

Les progrès de la microscopie se traduisent par la fabrication de microscopes de plus en plus pratiques, perfectionnés, aptes à des grossissements de plus en plus importants, microscope binoculaire, ultramicroscope, microscope en



▼ *Leeuwenhoek (1632-1723) fabriqua un microscope, qui lui permit d'observer Protozoaires, Levures et globules sanguins.*

P.-J. Corson - Fotogram


Carayon

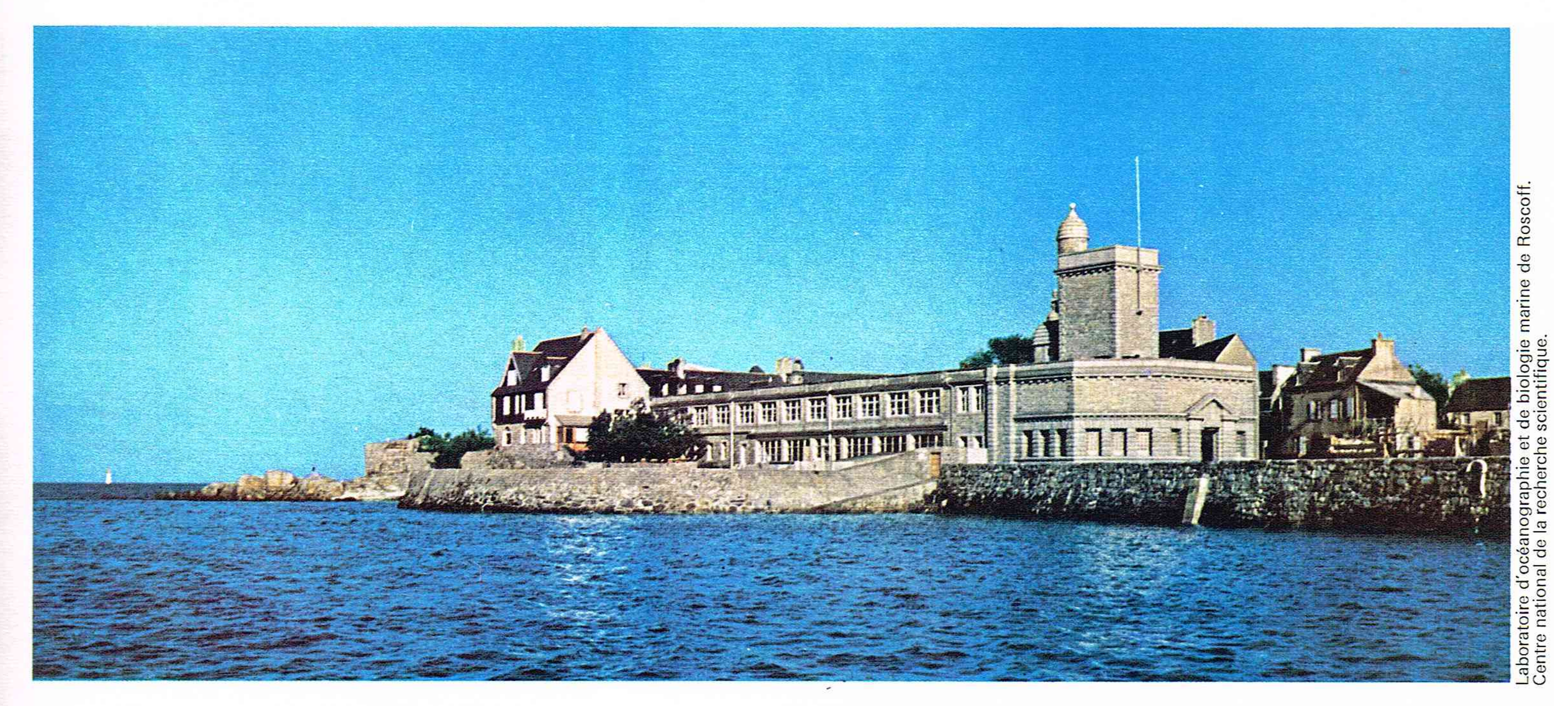
▲ ***Le microscope électronique à balayage met en évidence le relief des structures. Autour de l'orifice des glandes odorifiques, la cuticule de la Punaise (Insecte) présente une véritable microsculpture.***

lumière polarisée, microscope à contraste de phase (1938), microscope interférentiel ; mais la grande révolution réside dans l'invention du microscope électronique qui permet l'examen des ultrastructures cellulaires sur des coupes ultrafines (100 à 300 Å ; 1 Å vaut un dix-millième de micron). Plus récent, le microscope électronique à balayage renseigne sur les reliefs des diverses structures, ornementation de téguments, de tests, de coquilles, surfaces avec papilles, villosités, alvéoles des organes. La cinématographie zoologique a fait d'immenses progrès depuis le premier film sur le développement d'un Tunicier (1904). La caméra constitue un puissant moyen d'analyse et d'investigation. Les techniques de micromanipulation, microdissection, micropuncture accroissent les possibilités expérimentales. Les méthodes histophysiques (spectrophotométrie, histophotométrie, fluorescopie, historadiographie, autoradiographie...) et histochimiques facilitent l'examen des tissus. Les isotopes radioactifs, l'ultracentrifugation, la chromatographie, l'électrophorèse, etc., permettent l'analyse des constituants chimiques. La réalisation d'appareils destinés à mesurer les conditions des milieux, l'invention de pièges pour la capture des petits animaux, les techniques de marquage des Insectes, des Poissons, des Baleines, celles de baguage des Oiseaux constituent des moyens appréciés dans la recherche zoologique.

Dès le XIXe siècle, le développement de la Zoologie suscite la création de nouvelles sociétés spécialisées : sociétés linnéennes, sociétés zoologiques (celles de Grande-Bretagne et de France datent respectivement de 1826 et 1876), sociétés entomologiques ; d'autres associations correspondant aux disciplines plus récentes s'organisent (sociétés de biométrie, de spéléologie, de biogéographie, de génétique, etc.). Comme toute la littérature scientifique, la littérature zoologique souffre d'hypertrophie.

Les laboratoires spécialisés

La création de stations spécialisées, laboratoires maritimes, d'hydrobiologie, souterrains, favorise les études fauniques de biotopes particuliers. Sur les côtes des divers pays ont été édifiés des laboratoires maritimes. Le premier fut créé à



Laboratoire d'océanographie et de biologie marine de Roscoff. Centre national de la recherche scientifique.

▲ *Un certain nombre de laboratoires spécialisés ont été créés partout dans le monde afin d'étudier des biotopes particuliers. Ici, le laboratoire maritime de Roscoff, créé en 1871.*

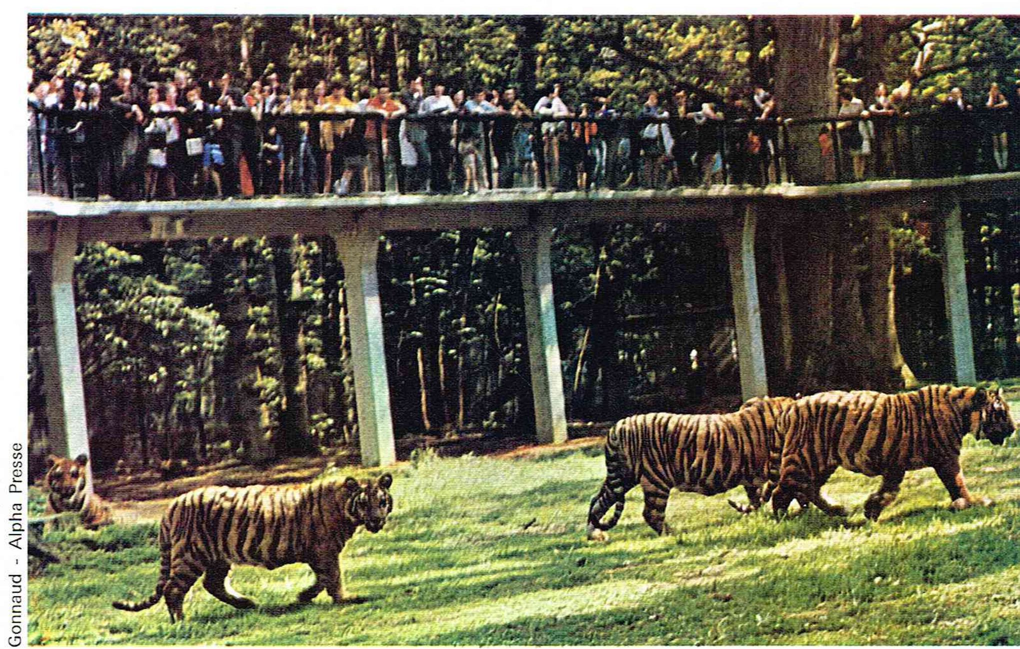
Ostende (1843); en France, la première station fut fondée à Concarneau (1859), suivie de nombreuses autres, Roscoff (1871), Wimereux (1874), Banyuls (1881), Marseille, Saint-Vaast-la-Hougue, Arcachon, Luc-sur-Mer, Tamaris, Sète, Monaco, Villefranche, etc. En Italie, la station de Naples (1874) joue un rôle international de première importance. Outre le centre de Plymouth (1881), d'autres stations ont été établies sur les côtes anglaises. En Russie furent organisées les stations de Sébastopol sur la mer Noire et de Mourmansk sur la mer de Barents. La grande station américaine de Woods Hole occupe un site idéal. Des stations existent également en Espagne, au Japon, et dans bien d'autres pays. Parallèlement aux laboratoires maritimes, on a créé des laboratoires d'hydrobiologie destinés à étudier la faune d'eau douce; le premier fut installé en Bohême; en France, il en existe à Grenoble, sur le lac du Bourget, à Thonon, au Paraclet, à Gif-sur-Yvette; d'autres stations sont plus particulièrement réservées à la pisciculture.

En raison de l'intérêt offert par les animaux cavernicoles, l'installation de laboratoires souterrains s'imposait afin d'entreprendre l'élevage de représentants de cette faune particulière et d'effectuer des recherches expérimentales. Le premier laboratoire souterrain, créé en 1897 sous le Jardin des Plantes, fut détruit par les inondations de 1910. En 1930, une véritable station biospéléologique fut organisée dans une galerie de la grotte d'Adelsberg (Postunia). En France, un laboratoire fut édifié en 1954 dans la grotte de Moulis (Ariège). Des travaux fort intéressants y ont été effectués. On a découvert que le développement des Insectes Coléoptères cavernicoles se fait dans l'œuf et que la phase larvaire est à peu près escamotée. Le métabolisme des cavernicoles rappelle celui des vieillards. Le Protée, Amphibien décoloré et aveugle des grottes, s'est reproduit à Moulis. Les larves sont noires et possèdent des yeux. Au cours du développement, le pigment disparaît et les yeux régressent; cette double régression provient d'un mécanisme endocrinien qui ne s'effectue pas en raison de l'absence de lumière et de la basse température.

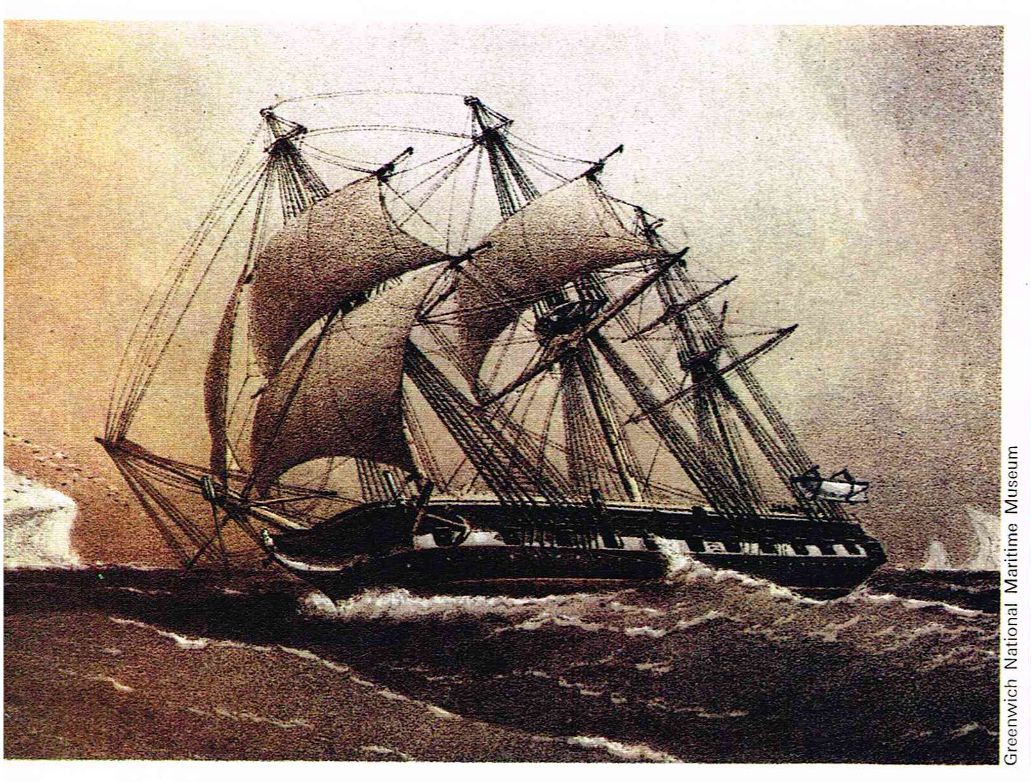
Ménageries et jardins zoologiques

Les ménageries et les jardins zoologiques, dont l'origine remonte à l'Antiquité, ont connu un grand développement depuis le XIXe siècle. La ménagerie du Muséum national d'histoire naturelle fut créée en 1793 par É. Geoffroy Saint-Hilaire; en dix ans, elle devint l'une des plus riches ménageries du monde. Les cadeaux des souverains égyptiens enrichirent les collections; en 1826, le pacha d'Égypte offrit au roi une Girafe, animal très rare et très cher; elle débarqua à Marseille et remonta de Marseille à Paris par la route. É. Geoffroy Saint-Hilaire l'accompagnait : ce voyage fut un grand événement. Les foules se pressaient pour voir la Girafe; elle resta cinq jours à Lyon. Arrivé à Paris, le cortège se rendit au château de Saint-Cloud et l'animal fut présenté au roi. Cette Girafe mourut en 1845 et ce n'est qu'en 1860 que la ménagerie put acquérir une Girafe vivante. Le négus d'Abyssinie

▼ *De nombreux jardins zoologiques ont été fondés au XIXe siècle; actuellement, on a tendance à laisser les animaux en semi-liberté dans des zones plus vastes où certaines espèces peuvent se reproduire plus facilement. Le parc de Thoiry en est un bel exemple.*



Gonnaud - Alpha Presse





Greenwich National Maritime Museum

Hervé Chaumeton - Jacana

▲ *Les expéditions océanographiques ont favorisé le développement de la Zoologie sous-marine ; à gauche, le navire Challenger qui sillonna l'Atlantique et le Pacifique de 1873 à 1876 ; à droite, étude du matériel récolté lors de l'expédition Thalassa en 1972.*

offrit à J. Grévy, président de la République (1882), deux zèbres appartenant à une nouvelle espèce qui fut dédiée au président, Equus (Dolichohippus) grevyi. *Le présent zoologique le plus récent (1973) est celui du président de la Chine populaire au président Pompidou, deux Pandas (Mammifères de la famille des Procyonidés) qui ne vivent que dans une certaine région de Chine ; ils sont installés au Jardin zoologique de Vincennes.*

La liste des jardins zoologiques est longue ; le premier s'ouvrit à Londres en 1827 ; d'autres suivirent dans le monde entier. Une conception nouvelle préside à leur établissement. L'animal est placé dans un milieu qui reproduit aussi exactement que possible les conditions de son milieu naturel ; il mène une vie libre. Dans ces conditions, la plupart des animaux se reproduisent. Les vivariums et les aquariums se multiplient, et même des « océanoriums », en Floride et en Californie, permettent de garder en captivité dans des conditions satisfaisantes des Dauphins, des Marsouins, voire de petites Baleines. Des observations doublées de photographies et de films fournissent des documents appréciables sur le comportement des animaux.

Les grandes expéditions marines

*Les expéditions marines ont grandement participé à la connaissance de la faune marine littorale et de celle du plateau continental. En France, les plus célèbres furent celles de l'*Uranie*, de la* Physicienne *(1817-1820), de la* Coquille *(1812-1815), de l'*Astrolabe *(1826-1829), de la* Bonite *(1836-1837), de la* Vénus*, de l'*Astrolabe *et de la* Zélie *(1837-1840). Le voyage de circumnavigation du* Beagle *(1831-1836) décida de la carrière de Darwin.*

La découverte, en 1859, d'animaux fixés sur un câble télégraphique provenant des profondeurs de la Méditerranée (2 160 m) fut une surprise ; on estimait que la vie ne pouvait exister au-delà de 600 à 800 m. Cette révélation déclencha l'exploration des abysses. Tous les pays y participèrent ; l'Angleterre avec les croisières du Lightning *(1868) et du* Porcupine *(1869), du* Challenger *qui sillonna l'Atlantique et le Pacifique de 1873 à 1876. La France organisa les croisières du* Travailleur*, du* Talisman *(1881-1883) et du* Caudan *(1894), les États-Unis celles du* Blake *et de l'*Albatros *(1899-1900) ; l'Allemagne réalisa celle du* Valdivia *(1899-1900), la Belgique celle de la* Belgica *(1897-1899), la Hollande celle du* Siboga. *Des collections considérables furent récoltées et étudiées. Le prince Albert Ier de Monaco explora les grands fonds marins à bord de ses navires l'*Hirondelle *et la* Princesse Alice *à partir de 1885 ; les collections rapportées furent exposées au Musée océanographique de Monaco et firent l'objet d'importantes monographies.*

Au XXe siècle, les recherches océanographiques se poursuivent et acquièrent un aspect nouveau. Depuis 1945, les diverses puissances navales possèdent une flotte océanographique ; les États-Unis, l'U.R.S.S., la Grande-Bretagne et le Japon sont les plus richement pourvus. La France détient plusieurs bâtiments équipés pour la recherche, dont le célèbre Calypso. *Les explorations atteignaient 6 000 m jusque vers 1940. Les profondeurs ont progressé et les fosses du Pacifique (fosse des Mariannes) sont prospectées par le* Vitias *(U.R.S.S.) ; les profondeurs atteintes dépassent 11 000 m. L'équipement très modernisé des navires océanographiques est bien adapté au travail à accomplir ; la technique de la photographie est renouvelée.*

L'exploration sous-marine est actuellement réalisée par trois dispositifs : le scaphandre autonome, qui permet d'atteindre 60 m de profondeur ; la « soucoupe plongeante », avec laquelle l'observation se fait jusqu'à 400 m ; le bathyscaphe, véritable ballon sous-marin, qui ne peut être utilisé qu'à partir de 1 000 m jusqu'à 10 000 m. Des réalisations encore plus audacieuses marqueront l'avenir.

La disparition des espèces

La vie de toute espèce animale comprend plusieurs phases, la dernière étant la phase de sénescence qui se termine par la mort. Cette extinction naturelle des espèces s'accroît notablement dans certaines circonstances et surtout par l'intervention humaine : les chasses et les pêches inconsidérées, les défrichements abusifs, les feux de brousse, la surexploitation des pâturages, l'abus des insecticides, la destruction des biotopes aquatiques, les diverses pollutions dans tous les milieux exercent une action nocive et détruisent les faunes et les flores.

L'Homme, par des introductions accidentelles ou volontaires d'animaux, perturbe les équilibres fauniques qui « sont à la merci d'une chiquenaude ». Voici quelques exemples de ces initiatives le plus souvent catastrophiques. Le Gastéropode pulmoné Achatina fulica *propre à l'Afrique orientale est actuellement répandu dans la zone tropicale de l'Ancien Monde, où il dévaste les plantations et propage les maladies végétales ; une lutte biologique a été instaurée avec plus ou moins de succès. L'introduction du Poisson-Chat* (Ameiurus nebulosus), *de la Perche-soleil* (Eupomotis gibbosus), *qui ont prospéré dans nos rivières, a éliminé des espèces plus appréciées. Le Crabe chinois* (Eriocheir sinensis), *transporté d'Extrême-Orient dans l'eau des ballasts d'un navire, a progressé dans les cours d'eau depuis la Baltique jusqu'à la Gironde et la Méditerranée ; il détruit les plantes, concurrence certains Poissons et mine les bords des rivières. La Lamproie* (Petromyzon marinus), *présente normalement dans quelques lacs américains, profita de l'aménagement d'un canal naviguable pour gagner les différents Grands Lacs ; très abondantes, elles éliminent Truites et Corégones fort appréciés. Les échanges commerciaux, la rapidité des voyages favorisent les introductions d'Insectes vivants, nocifs pour les cultures et l'état sanitaire. Le fameux Doryphore* (Leptinotarsa decemlineata), *Coléoptère de l'ouest des États-Unis, parasite de Solanées sauvages, fut introduit dans la région bordelaise en 1920 d'où il gagna toute l'Europe et s'attaqua à la Pomme de terre. Parmi les Oiseaux, l'Étourneau* (Sturnus vulgaris), *abondant dans la région paléarctique, s'est acclimaté dans toutes les parties du monde ; en soixante-dix ans, il a peuplé l'Amérique du Nord à partir de quelques individus lâchés à Central Park à New York. Il perturbe les Oiseaux autochtones en accaparant la nourriture, en occupant les aires de nidifications ; il ravage les vergers, les vignobles et les champs. Le Lapin* (Oryctolagus cuniculus), *originaire de la région méditerranéenne (Espagne, îles de la Méditerranée occidentale), après avoir envahi l'Europe, a été introduit en Australie en 1787 et en 1859 et en Nouvelle-Zélande en 1864. Il représente un véritable fléau et il est actuellement dispersé dans le monde entier. Son action est doublement grave : destruction non seulement de la végétation, mais d'une grande partie de la faune (Marsupiaux herbivores). La lutte biologique par introduction en Australie d'une maladie épizootique, la myxomatose, qui sévissait sur les Lapins du Brésil, détruisit les quatre cinquièmes des Lapins.*

Il faudrait encore citer les tentatives d'acclimatation dans divers pays du Rat musqué (Ondatra zibethica), *du Ragondin* (Myocastor coypu), *de l'Écureuil gris* (Sciurus carolinensis). *Sans aucune exagération, on peut dire que la faune indigène des régions insulaires (Nouvelle-Zélande, Hawaii, Galápagos, Antilles, îles subantarctiques...) a été dévastée par les essais d'acclimatation ne respectant pas l'endémisme si particulier de ces îles. Les Oiseaux sont rapidement frappés. L'Ara de Cuba* (Ara tricolor) *découvert vers 1885 est éteint. Trois gigantesques Pigeons, incapables de voler, le Dronte de l'île Maurice* (Raphus cucullatus), *le Dodo de la Réunion* (Raphus solitarius) *et le Solitaire de Rodriguez* (Pezophaps solitarius) *se maintenaient en absence de tout ennemi naturel ; mais les marins les consommèrent ; le premier disparaissait vers 1680 et les deux autres pendant le XVIIIe siècle. Le Perroquet* (Mascarinus mascarinus) *de la Réunion et la Huppe de Bourbon* (Fregilupus varius) *s'éteignirent dans la première moitié du XIXe siècle. L'Émeu noir* (Dromaeus novae-hollandiae diemenianus) *vivant dans l'île Kangourou au sud de l'Australie était disparu en 1836. Les gigantesques Moas ou* Dinornis *de Nouvelle-Zélande ont été*



Muséum national d'histoire naturelle - Parc zoologique

▲ *Le Panda* **(Ailuropoda melanoleuca),** ***est le symbole du World Wildlife Fund, ou Fonds mondial pour la nature.***



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

◀ ***Certaines espèces ont été introduites par l'Homme volontairement ou de façon fortuite par les moyens de transport. Ces introductions n'ont pas toujours été bénéfiques ; ainsi le Doryphore*** **(Leptinotarsa decemlineata),** ***Coléoptère parasite des Solanacées sauvages de l'ouest des U.S.A., fut introduit en 1920 à Bordeaux et gagna toute l'Europe où il s'attaqua aux cultures de pomme de terre.***


Catlin - Archives Mathilde Rieussec

▲ **De nombreux animaux ont été exterminés par l'Homme ; ainsi, le Bison d'Amérique (Bison bison) n'existe plus que dans quelques lieux privilégiés (réserves et parcs nationaux).**

exterminés il y a plus de six cents ans. Le « Mamo » des Hawaiiens (Drepanis pacifica) *n'existe plus depuis 1898 ; les chasseurs de plumes et les défricheurs en sont responsables. Une chasse intensive de l'Oie néné* Branta sandvicensis *des Hawaii a réduit considérablement cette espèce qui ne comptait plus qu'une trentaine d'individus en 1951. Plus de 60 % de la faune aviaire des Hawaii est éteinte ou proche de l'être.*

Le grand Pingouin (Alca impennis) *localisé sur les îlots de l'Atlantique nord est disparu depuis 1844. Le Pigeon migrateur* (Ectopistes migratorius) *formait des bandes en Amérique du Nord ; les dernières furent observées en 1898-1900.*

Les Mammifères subissent des exterminations semblables. Le dernier Aurochs (Bos primigenius) *s'est éteint dans les forêts polonaises en 1627. Des mesures énergiques sauvèrent les derniers survivants du Bison d'Europe* (Bison bonasus). *L'Antilope Saïga, fréquente dans les steppes de l'U.R.S.S. orientale, est en voie d'extinction. Les dévastations africaines ont commencé au XVIIIe siècle ; l'Hippotrague bleu* (Hippotragus leucophaeus) *est le premier Ongulé africain exterminé par l'Homme (1799). Il en est de même pour plusieurs Zèbres : le Quagga* (Equus quagga quagga) *disparaissait totalement entre 1870 et 1880 ; le Zèbre de Burchell* (Equus quagga burchelli) *s'éteignait au début du siècle. Des Antilopes, le Gnou à queue blanche, le Zèbre des montagnes, l'Éléphant* (Loxodonta africana) *n'existeraient plus en Afrique du Sud, s'ils n'étaient strictement protégés.*

Des Mammifères aquatiques, les Otaries à fourrure (Nouvelle-Zélande, Australie, Kerguelen, Cap, îles au large du Chili), des Baleines, le Baleinoptère ou Rorqual, sont grandement menacés par des chasses intensives ; des mesures sévères enrayèrent l'extermination de la Loutre de mer (Enhydra lutris). *Et cette liste déjà trop longue pourrait encore se prolonger.*

La protection de la Nature

En présence de cette situation tragique, quelques hommes clairvoyants ont compris le danger et la nécessité d'intervenir afin d'arrêter ce pillage de la Nature. Il était indispensable de protéger la Nature. Cette idée n'est pas nouvelle ; depuis le Moyen Age, les princes et souverains réclamaient la protection de la grande faune et des forêts afin que les loisirs de la chasse ne soient pas gênés. C'est seulement au XIXe siècle que l'on comprit l'urgence de mettre en réserve des zones du territoire. En France, les premières réserves naturelles datent de 1853 ; à cette époque furent créées dans la forêt de Fontainebleau des « réserves artistiques » destinées à conserver des aires forestières particulièrement belles et capables d'inspirer les peintres de l'école de Barbizon.

Mais une véritable réserve à grande échelle s'organisa aux États-Unis lors de la création du premier parc national, le Yellowstone National Park (1872). Celui-ci répondait à la conception du parc national dont le double objet cherche à préserver une zone de nature afin qu'elle demeure intacte et à satisfaire les besoins esthétiques, récréatifs et culturels. Plus de trente parcs nationaux se trouvent aux États-Unis. Il existe aussi des réserves nationales ou privées s'étendant sur de vastes territoires et préservant la faune sauvage ; d'autres réserves cherchent à protéger certains éléments de la faune, tels de nombreux Rapaces qui, en automne, gagnent le sud en empruntant des voies de migration qui passent au-dessus des collines de Pennsylvanie ; les Oiseaux étaient périodiquement massacrés ; une réserve dans cette zone exerce donc un rôle efficace de protection. Le Canada et l'Amérique du Sud se sont engagés dans cette action. Dans la région caraïbe, deux stations biologiques entretenues par des institutions américaines préservent des habitats primitifs et constituent des laboratoires naturels de recherche.

M. Brosselin - Jacana

En France, la loi aménageant les parcs nationaux date de 1960. Dans les Alpes, le parc national de la Vanoise (1963) a donné des résultats excellents. Le troupeau de Bouquetins a été reconstitué et plus de trois cent soixante-quinze Bouquetins et mille cinq cents Chamois circulaient en liberté en 1969; l'intégrité de ce parc a été mise en danger, ce qui a soulevé de vives protestations. Le parc national des Pyrénées occidentales, fondé en 1967, se trouve dans une région exceptionnellement belle avec cirques, lacs et cascades. La faune méritant une protection comporte notamment l'Ours brun, l'Izard, le Desman, le Lynx, dont l'existence est incertaine, et, parmi les Oiseaux, l'Aigle royal, le Gypaète, le Lagopède. Le troisième est le parc national de Port-Cros, qui comprend l'île de Port-Cros et les trois îlots rocheux qui l'entourent; ici la protection consiste à conserver la sylve méditerranéenne primitive avec sa faune et sa flore ainsi qu'elle se

▲ La réserve ornithologique des Sept-Iles (Bretagne) héberge une grande population de Fous de Bassan.

▼ Les parcs nationaux ont permis de préserver un certain nombre d'espèces qui se raréfient : Bouquetins** (Capra ibex) **dans le parc du Grand Paradis, homologue italien du parc de la Vanoise.



S. Stefenelli

présentait sur la côte provençale avant son envahissement par le tourisme. Le parc national des Cévennes a été créé par un décret de 1970; le maintien dans son enceinte d'une importante population rurale lui donnera un caractère particulier. Le parc national du Pelvoux ou des Écrins a été inauguré récemment. Celui du Mercantour, dans les Alpes-Maritimes, est encore à l'étude.

La France possède également des réserves; la réserve de la Camargue, fondée en 1928, avec ses variétés de milieux dulçaquicoles et saumâtres, abrite une riche faune et la seule colonie régulière européenne du Flamant (Phoenicopterus ruber). D'autres réserves existent en montagne ou sur le littoral, telles les réserves des Sept-Iles au large des Côtes-du-Nord et du Cap Fréhel pour protéger les Oiseaux, Fous de Bassan (Sula bassana) et Fulmars (Fulmarus glacialis).

La Suisse entretient de nombreuses réserves qui assurent la protection efficace des sites, de la flore et de la faune; un parc national en Basse-Engadine situé entre 1 500 et 3 800 m date de 1914; les effectifs de Mammifères et d'Oiseaux (Rapaces) ont prospéré.

En Italie, le parc national du Grand Paradis, dans les Alpes piémontaises, est une belle réussite; il a permis de sauver le Bouquetin. Une liaison entre ce parc et celui de la Vanoise permettrait la protection d'une vaste région alpine.

En Afrique, le Transvaal créait en 1898 la première réserve, nommée Sabi Game Reserve; elle deviendra en 1926 le célèbre parc national Krüger, où vivent beaucoup de grands Mammifères. Le parc national Albert au Zaïre (ex-Congo belge) fut inauguré en 1925; il abrite des Gorilles de montagne, des Ongulés, des Éléphants, des Buffles, des Antilopes, des Hippopotames sur le bord des rivières. Dans cette immense région du Congo, les divers parcs assurent la conservation d'une riche nature.

Après des tentatives variées, une Union internationale pour la protection de la Nature fut fondée en 1954; des autorités compétentes définissent les règles de défense et de protection de la faune, de la flore et des sites particulièrement intéressants. L'Unesco se préoccupe de ces problèmes et a promulgué une véritable charte mondiale de la Conservation de la Nature (1962). De nombreux « sanctuaires de la Nature » existent déjà; d'autres seront encore édifiés; ainsi le sauvetage des espèces menacées sera de plus en plus efficace; le repeuplement des biotopes désertés s'effectuera. Le patrimoine national que constitue la Nature dans tous ses aspects ne s'amenuisera pas indéfiniment, il faut au moins l'espérer.

Andrée Tétry.

BIBLIOGRAPHIE SOMMAIRE ET RÉCENTE

CUÉNOT, L., et TÉTRY, A., *l'Évolution biologique*, Paris, 1951. - DEVILLERS, C., *Introduction à l'étude systématique des Vertébrés*, Paris, 1973. - DORST, J., *Avant que Nature meure*, Neuchâtel, 1965. - GRASSÉ, P.P., et DEVILLERS, C., *Zoologie*, t. II du *Précis de sciences biologiques*, Paris, 1965. - GRASSÉ, P.P., et TÉTRY, A., *dir. Zoologie*, t. I et II *(Encyclopédie de la Pléiade)*, Paris, 1963. - ROSTAND, J., et TÉTRY, A., *la Vie*, Paris, 1968. - ROSTAND, J., et TÉTRY, A., *l'Homme. Initiation à la Biologie*, Paris, 1972. - TÉTRY, A., *la Science contemporaine, XIXe siècle, Zoologie. In Histoire générale des sciences*, t. III, vol. I, Paris, 1961; *la Science contemporaine, XXe siècle, Zoologie. In Histoire générale des sciences*, t. III, vol. II, Paris, 1964; *Zoologie*, t. III et IV *(Encyclopédie de la Pléiade)*, Paris, 1972 et 1974 (sous presse). - VAYSSIÈRE, P., *les Parcs nationaux*, Paris, 1971.



▼ Flamants roses (Phoenicopterus ruber) sur le lac Nakuru (Kenya). Ce parc national africain est aujourd'hui gravement menacé par la pollution.



Bruce Coleman - A.-J. Deane

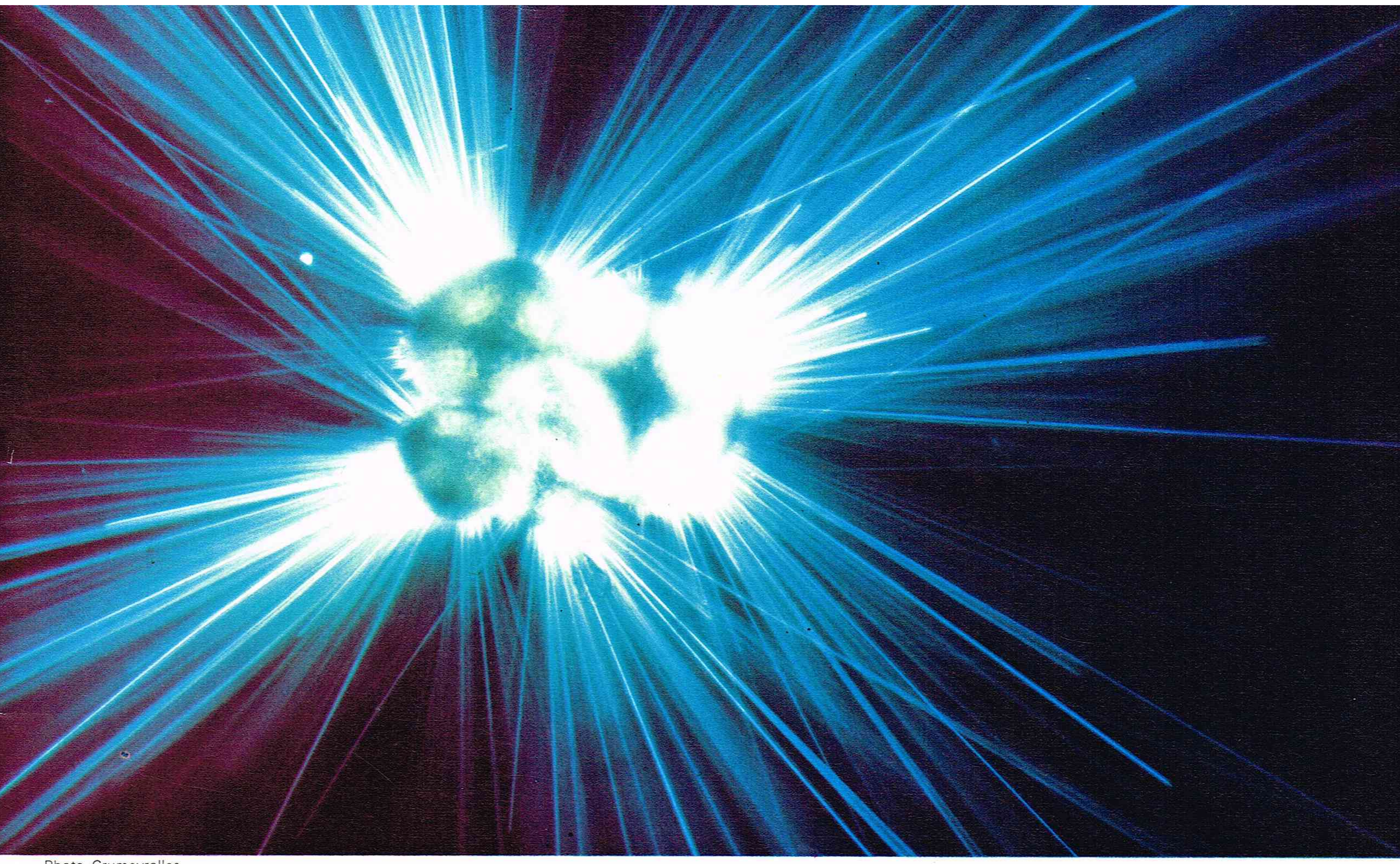


Photo Crumeyrolles

LES PROTOZOAIRES

▲ *Squelette de* **Globigerinella**, *Foraminifère planctonique dont les nombreuses loges (Polythalame) sont disposées dans un seul plan et toutes visibles. La sustentation est grandement facilitée par de longues épines rayonnantes. L'ensemble du squelette étant en calcite s'illumine, en lumière polarisée, selon quatre directions orthogonales et s'éteint selon les quatre secteurs complémentaires en produisant, sur chaque loge, le phénomène de la croix noire (0,8 mm).*

Découverts en 1675 par Anthony Van Leeuwenhoek, les Protozoaires sont classiquement définis comme étant des *Animaux unicellulaires*. Cela sous-entend d'une part que, comme tous les Animaux, ils sont incapables de se suffire à eux-mêmes et dépendent du règne végétal pour leur alimentation ; ils sont dits *hétérotrophes* par opposition aux êtres végétaux doués du pouvoir de photosynthèse chlorophyllienne (capacité d'élaborer des substances organiques complexes à partir du gaz carbonique et d'énergie lumineuse) et qualifiés en conséquence d'*autotrophes*. D'autre part, cette diagnose lapidaire traduit le fait primordial suivant : un Protozoaire est organisé dans le cadre d'une cellule unique assumant les tâches multiples dévolues à des organes distincts chez les autres Animaux. Certes, il est très fréquent qu'une telle cellule devienne plurinucléée et donne naissance à un syncytium (plasmode), ou qu'elle reste associée à ses cellules sœurs pour former une colonie; mais en règle générale il y a dissociation de cet édifice parfois très complexe en autant d'éléments identiques ou ayant les mêmes potentialités. Les Protozoaires ne montrent pas de distinction entre un *soma* (formé par toutes les cellules du corps à l'exception des cellules sexuelles qui constituent le germen) temporaire et sans descendance et un *germen* potentiellement immortel. De ce point de vue, le tissu germinal des Métazoaires, qui se résout lui aussi en éléments équipotentiels, peut être comparé à un agrégat de Protozoaires.

On peut définir sommairement un Protozoaire comme étant une cellule animale avec une membrane périphérique, un cytoplasme et un noyau. Mais comment les identifier à coup sûr ? et de quelles autres formes vivantes les distinguer? Reconnaître dans la vie courante un Végétal d'un Animal est une expérience quotidienne, mais distinguer aussi clairement que possible les Protozoaires de formes voisines qui leur ressemblent et dont ils dérivent peut-être n'est pas chose aisée. Si des Animaux sont unicellulaires, certains Végétaux le sont également; ce sont globalement les Protophytes, qui sont chlorophylliens, donc autotrophes. Il arrive souvent, spontanément ou par accident au cours de la division cellulaire, ou par passage prolongé à l'obscurité ou encore sous l'action de drogues, qu'un Protophyte donné ou tous les individus d'un même genre perdent cette propriété. De Protophyte autotrophe et végétal bien caractérisé, il devient un hétérotrophe (osmotrophe ou phagotrophe), et donc physiologiquement un Protozoaire. Il se présente même des cas encore plus compliqués : un Euglénien se développant en autotrophe à la lumière peut poursuivre ses synthèses à l'obscurité si le milieu est convenable. Il existe même des Cryptomonadines qui, tout en se livrant à la photosynthèse, capturent des proies et se comportent donc simultanément en auto- et hétérotrophes; ils procèdent donc des deux règnes.

Ces difficultés et bien d'autres considérations ont amené en 1886 Haeckel à regrouper dans un même sous-règne des *Protistes (Protista)* tous les êtres organisés sur le mode monocellulaire, sans préjuger de leurs affinités réelles. Il employait même plus précisément le terme de « cytodes » au lieu de celui de cellules pour ne pas impliquer une architecture précise. Pour compréhensible que soit cette manière de procéder, elle ne résout en rien le dilemme. Elle est cependant passée dans le langage courant et l'on parle plus volontiers de protistologie que de protozoologie; le périodique français consacré à ces recherches et publié par le C.N.R.S. s'appelle *Protistologica*.

Cependant, une difficulté supplémentaire surgit; c'est la nécessité de distinguer les Protistes qui ne sont pas dotés d'un noyau véritable (enveloppé d'une membrane nucléaire l'isolant du cytoplasme), mais dont le matériel nucléaire, porteur de l'information génétique, est simplement disposé au centre de la cellule et mêlé au cytoplasme. Une telle organisation caractérise les Protistes inférieurs ou *Procaryotes* (Bactéries au sens large et Algues bleues). Ceux qui sont pourvus d'un noyau complet sont alors dits Protistes supérieurs ou *Eucaryotes* (Protophytes et Protozoaires).

Après qu'eut été ainsi précisée l'individualité de l'embranchement des Protozoaires vis-à-vis de ses

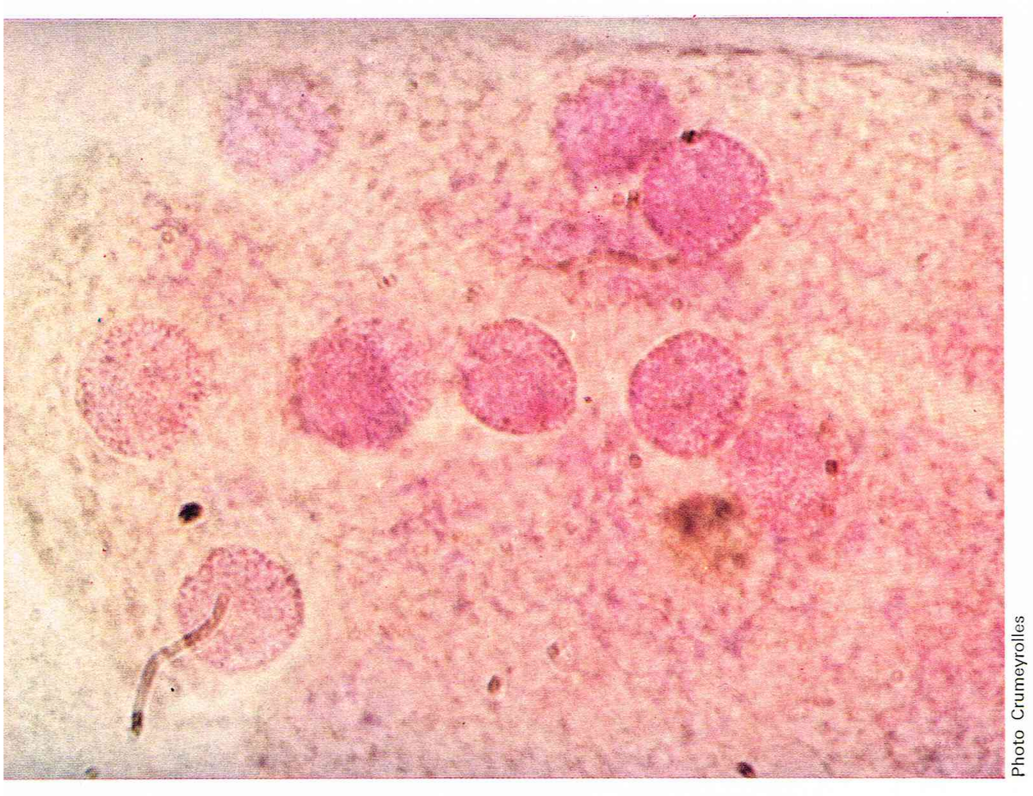


Photo Crumeyrolles

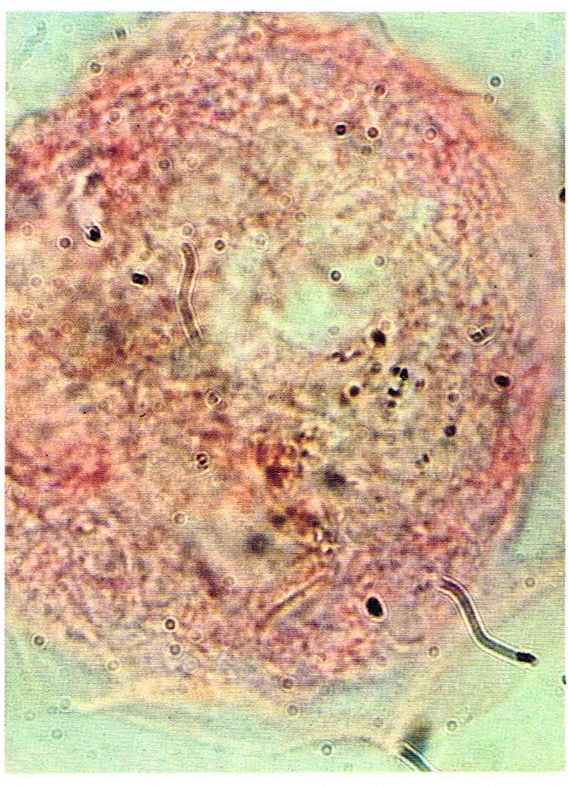


Photo Crumeyrolles

▲ **Amoeba (Pelomyxa) villosa** *(à gauche), syncytiale, montre ici dix grands noyaux (30 µ). Elle laisse fréquemment sur le substrat des lambeaux de cytoplasme anucléé (à droite)* [*coloration* in toto].

▼ *Les* **Achromatium** *sont des Bactéries (Procaryotes) libres, de grande taille (20 à 30 µ), fréquentes dans les eaux stagnantes putrides; elles accumulent des grains de soufre et souvent des cristaux de CO_3Ca. Elles sont souvent considérées comme des Algues bleues dépourvues de plastes* (in vivo, *sur fond noir*).

voisins, une nouvelle définition, plus nuancée, a été proposée : les Protozoaires sont des « Protistes eucaryotes à affinités animales ». Sous l'apparence de la simplicité, cette diagnose masque une réalité des plus complexes; l'image classique, rencontrée dans les manuels, d'une Amibe lobée pourvue d'un noyau et de quelques granulations cytoplasmiques est bien simpliste. Déjà l'organisation détaillée d'une cellule de Métazoaires, très complexe et encore imparfaitement connue, n'a été élucidée qu'à la suite des efforts acharnés de générations de cytologistes et grâce à l'apport récent de la microscopie électronique. Mais les cellules de Métazoaires sont hautement spécialisées et ne remplissent que certaines fonctions, parfois même une seule; on dit qu'elles sont différenciées. Cette différenciation commence pour la plupart d'entre elles très tôt au cours de la segmentation de l'œuf et ne fait que s'accuser au cours de l'ontogenèse. Une cellule musculaire n'a pas le même chimisme, n'est pas le siège des mêmes synthèses qu'une cellule hépatique, nerveuse ou conjonctive. Rien de tel ne concerne les Protozoaires, qui doivent donc affronter et mener à bien, sous peine de disparaître, toutes les tâches qui incombent ordinairement à un organisme entier : sensibilité, orientation, préhension, déplacement, capture de proies, digestion, élimination solide et liquide, défense, survie, reproduction, etc. Tirant argument de cet état de fait, et considérant qu'un Protozoaire est avant tout un organisme non divisé en cellules, Jahn, en 1949, suggère de considérer les Protozoaires comme des « organismes acellulaires du règne des Protistes ». Cette façon de voir semble bien un peu abusive, et, quoique louable, l'effort de systématisation ne doit peut-être pas être poussé trop loin. Bien peu de chose en fait distingue un globule blanc d'une petite Amibe (mis à part le cycle), et l'allure amiboïde de cellules en culture est si frappante qu'exclure une Amibe du cadre cellulaire nous paraît un jeu de mots excessif et stérile.

Les Protozoaires et l'origine des Métazoaires

Il subsiste d'autres caractères importants propres aux Protozoaires et qu'il nous faut maintenant examiner. Quelle que soit la ressemblance entre une Amibe et une cellule de Métazoaires en culture, un hiatus profond demeure dans le mode de multiplication; la division cellulaire trahit immédiatement l'origine et les parentés de celui qui s'y adonne.

Dans sa boîte de culture, la cellule de Métazoaire présente une orthomitose classique et immédiatement reconnaissable, et le Protozoaire suit le mode de division du groupe auquel il appartient. Cette spécificité du mode de division semble si étroite que tout naturellement l'orthomitose des Métazoaires a été activement recherchée parmi une grande diversité de Protozoaires; or, malgré des études minutieuses, elle n'a pas encore été rencontrée; certes, d'innombrables Protozoaires n'ont pas encore été étudiés à ce jour sous cet angle et la recherche de ces phénomènes demande un matériel biologique abondant et exige une culture continue souvent délicate. N'oublions pas qu'un grand nombre de Protozoaires n'ont été observés qu'une seule fois et que leur cytologie n'est que rarement connue avec la précision requise pour permettre une ré-identification certaine. Cette lacune est regrettable, car, s'il est permis de penser qu'historiquement les Métazoaires dérivent des Protozoaires, la découverte d'une identité physiologique aussi intime serait de toute première importance; mais les connaissances zoologiques actuelles ne sont pas arrivées à ce stade et nous ne connaissons

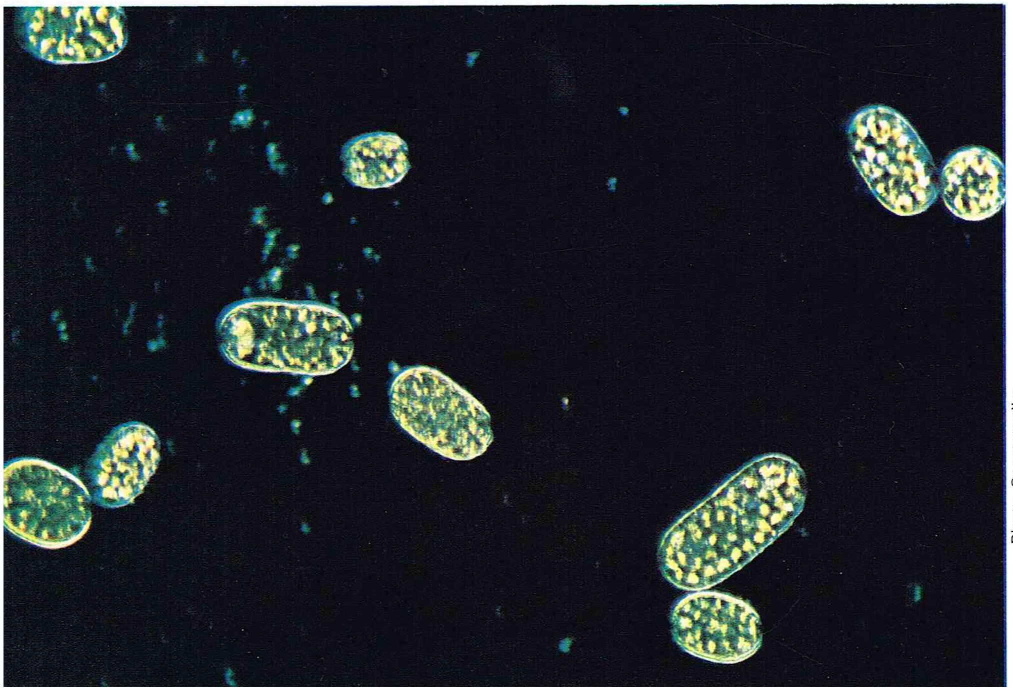


Photo Crumeyrolles

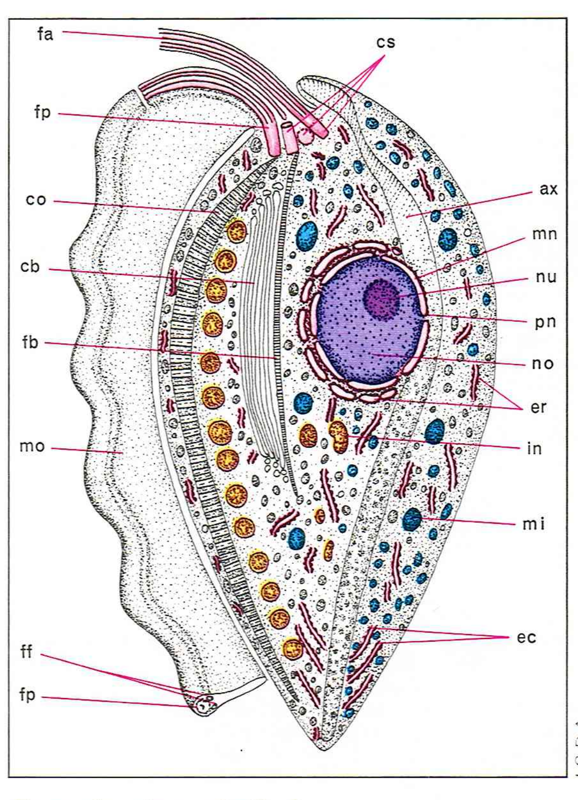
pas d'êtres intermédiaires entre ces deux ensembles. Nous ne pouvons même pas suspecter un groupe plutôt qu'un autre d'avoir pu, dans le passé, réaliser cette liaison. Quand bien même une parenté mitotique serait dépistée, cela ne suffirait pas : nous sommes en droit d'attendre de cet organisme intermédiaire d'une part un cycle chromosomique identique montrant une alternance entre phase diploïde végétative longue et phase haploïde gamétique courte, d'autre part un plan d'organisation du gamète mâle aussi voisin que possible de celui d'une spermatide ou d'un spermatozoïde. Aucun Protozoaire n'a encore rempli l'une ou l'autre de ces conditions, mais il n'est pas exclu que cela se produise un jour ou que, faute de preuves d'ordre paléontologique, le problème reste toujours insoluble. Signalons que l'on essaye de tourner cette difficulté en recherchant les « plus simples Métazoaires possibles ». Les Orthonectides et les Dicyémides furent rassemblés dans le groupe intermédiaire des Mésozoaires, et sont maintenant plutôt considérés comme des « Vers plats » régressés par le parasitisme. De petits organismes libres, ciliés et oligocellulaires ont été signalés à la fin du siècle dernier : *Salinella salvae* n'a pas été revu depuis lors, pas plus que *Pemmatodiscus* ou *Treptoplax*. Seul *Trichoplax* a été récemment retrouvé (par Grell en 1971-1972) ; longtemps suspecté d'être une larve de Cnidaire, il est régulièrement élevé en laboratoire et serait peut-être issu d'un « Flagellé colonial hétérotrophe » (Grell, 1973), mais cela reste encore une hypothèse de recherche.

L'origine des Protozoaires

Si l'on ne sait donc pas de quel groupe de Protozoaires nous sommes issus, on ne sait pas plus de quel autre groupe de Protistes ils procèdent eux-mêmes. Comme les Amibes paraissent être les plus simples des Protozoaires nucléés, il était logique de rechercher des « êtres » dotés d'autonomie amiboïde, mais dépourvus de noyaux. Haeckel et d'autres Auteurs de la fin du XIXe siècle en observèrent en effet un certain nombre qu'ils appelèrent des Monères *(Monera)*, en prévoyant même trois subdivisions systématiques selon l'aspect du « cytoplasme », des inclusions et des vacuoles qu'ils pouvaient y observer. Il semble bien que les uns n'étaient que des corps inertes complexes et colloïdaux sans grand intérêt *(Bathybius)* ; en revanche, d'autres étaient bien vivants au moment de l'observation, mais voués à une mort certaine dans les conditions naturelles : il s'agissait de fragments cytoplasmiques détachés d'Amibiens divers et qui, bien qu'anucléés, continuaient de ramper pendant quelques heures avant de se lyser. Il est fréquent d'en rencontrer dans les mares d'eau douce, riches en Amibes géantes qui abandonnent régulièrement des lambeaux de cytoplasme restant collés au substrat; de taille réduite et en général très transparents, ils sont d'observation délicate. Enfin, le troisième groupe des Monères *(Tachymonera)* renfermait des êtres véritables (Bactéries et Spirilles) ; il constitue actuellement le groupe des Schizophytes.

Où doit-on voir alors la souche des Protozoaires? Leur dépendance trophique actuelle vis-à-vis des autotrophes semble suggérer *a priori* une filiation naturelle entre les êtres autonomes et les êtres dépendants. Dans ce cas, il est plausible qu'ils aient pour origine divers Protophytes, eux-mêmes issus de Bactéries photosynthétiques. En l'absence de toute lignée évolutive clairement interprétable, tout cela n'est peut-être que haute spéculation, voire même pure fantaisie. D'autant que des expériences récentes prouvent la possibilité de synthèses organiques antérieures à toute vie (évolution moléculaire prébiologique). En présence de composés organiques en solution ou en suspension dans le milieu originel, un hétérotrophe se serait suffi à lui-même et l'autotrophie n'aurait alors été qu'une nécessité seconde, liée progressivement à l'appauvrissement du milieu.

Une telle façon d'envisager les choses rejoint d'ailleurs une vieille hypothèse voyant dans les chloroplastes d'anciens êtres autonomes devenus symbiontes et ayant rendu, de ce fait, leurs hôtes autotrophes. L'autotrophie telle que nous la connaissons actuellement ne serait pas primitive, mais le résultat d'une longue évolution.



◀ *Représentation schématique de l'organisation d'un Protozoaire,* **Trichomonas muris ;** *ax, axostyle ; mn, membrane nucléaire ; nu, nucléole ; pn, pore nucléaire ; no, noyau ; er, ergastoplasme ; in, inclusion ; mi, mitochondrie ; ec, éléments de l'anneau chromatique ; fa, flagelle antérieur ; fp, flagelle postérieur ; co, côte ; cb, corps parabasal ou appareil de Golgi ; fb, fibrille parabasale ; mo, membrane ondulante ; ff, fibrille paraflagellaire.*

Organisation générale

Tout Protozoaire est constitué d'une masse cytoplasmique dotée d'enclaves variées, inertes ou vivantes, et de un ou plusieurs noyaux, le tout enveloppé par une membrane plasmique.

Les Protozoaires forment un vaste ensemble d'environ trente mille espèces répertoriées; il en est journellement découvert de nouvelles. Ils sont regroupés en un certain nombre de classes, d'ordres et de genres suivant le plan d'organisation selon lequel sont disposés les constituants cytoplasmiques fondamentaux.

Fréquemment de très petites dimensions, de l'ordre de 1 à 5 μ (la limite de résolution de la microscopie optique étant de 0,1 μ), ils sont cependant souvent visibles à l'œil nu, sinon reconnaissables (la limite de résolution de l'œil humain est de 75 μ). La Paramécie mesure environ 250 μ, *Chaos diffluens,* l'Amibe protée, 500 μ et une Opaline 1 mm. Plus rares sont les Protozoaires macroscopiques : *Spirostomum* atteint 4 mm et *Pelomyxa* 5 mm. Quelques Foraminifères et des Radiolaires coloniaux dépassent même 1 cm. La grande taille est souvent liée à un état particulier, la polyploïdie ou encore la formation de plasmodes ou de colonies.

La forme est très variable et indéfinissable pour la plupart des Rhizopodes nus, qui se transforment sans cesse (Amibe protée), mais elle est souvent très précise, parfois spécifique, et permet alors de déterminer l'Animal. C'est en particulier le cas de nombreux Protozoaires parasites développant des systèmes d'adhésion ou d'ancrage quelquefois spectaculaires; tel est le cas de *Hellobiophrya donasis* (Infusoire) qui est suspendu aux filaments branchiaux de son hôte. Une contractibilité importante, liée à la présence de myonèmes intracytoplasmiques (sortes de fibrilles contractiles), modifie la taille et la forme du Protozoaire qui, s'il est inquiété, peut se raccourcir, voire se mettre en boule *(Spirostomum, Stentor)*.

Il y a souvent un axe de symétrie, la plupart des Protozoaires nageurs ou parasites étant piriformes, ovoïdes ou cylindriques. Un centre de symétrie présent chez presque tous les Actinopodes leur confère une spectaculaire forme de soleil et vaut à certains le nom d'« Animaux soleil » (Héliozoaires).

La membrane cytoplasmique, ou *plasmalemme,* tripartite, est constituée de lipoprotéines. Mince (en général de l'ordre de 80 Å), résistante et élastique, elle peut être isolée et étirée par micromanipulation; souvent nue, elle se plisse intensément dans le cas de formes



Photo Crumeyrolles

▶ *Vacuole pulsatile de* Paramecium caudatum, *en diastole; l'eau, drainée par les canalicules rayonnants, distend le réservoir central sur le point de se vider (*in vivo, *contraste interférentiel).*

osmotrophes (saprozoïques), et en particulier s'il y a parasitisme (Opalines, Grégarines). Doublée intérieurement de fibres sous-pelliculaires ou de paquets de tubules, elle devient alors plus rigide (Ciliés) et maintient efficacement la forme de l'animalcule. Recouverte extérieurement d'un revêtement de mucopolysaccharides, elle est alors plus étanche, isole le Protozoaire de son environnement et lui assure une relative indépendance en milieu faiblement humide (Amibes dites à pellicule : *Thecamoeba terricola* par exemple). Parfois elle élabore aussi une coque, de nature très variée, abritant tout ou partie du Protozoaire et le protégeant des agressions mécaniques (Acinétiens, Thécamœbiens), voire de la dessiccation (certains Thécamœbiens du sol ou des Mousses). Déprimée localement et spécialisée, elle se différencie en structures buccales très variées, assurant la prise et l'ingestion d'une alimentation sous forme figurée (holozoïque) par phagocytose, ou micellaire par pinocytose.

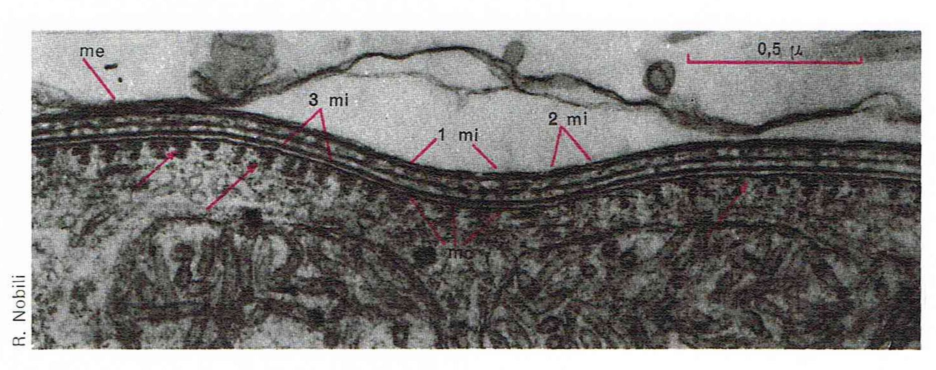
Le cytoplasme fondamental, ou *hyaloplasme,* translucide, est rarement imprégné de pigments (*Stentor amethystinus* est violacé, *Stentor coeruleus* est bleu-vert). La zone périphérique ou ectoplasme, hyaline, plus réfringente et plus dense, est comme gélifiée (plasmagel). La zone profonde, plus fluide (plasmasol), contient la plus grande partie des inclusions inertes (paraplasme) et vivantes (organites). Ceux-ci sont de deux types : d'une part les organites fondamentaux communs à la plupart des cellules vivantes, qui assument les synthèses ou les dégradations cellulaires essentielles (réticulum, ribosomes, ergastoplasme, appareil de Golgi, chondriome, lysosomes), d'autre part un certain nombre d'organites particuliers aux Protozoaires; ce sont des différenciations localisées du cytoplasme, parfois fort complexes, adaptées à des fonctions spéciales que le Protozoaire, organisme complet à lui seul, se doit d'assurer. Ce sont les vacuoles contractiles, gastrioles, trichites, trichocystes, axostyles, plaques squelettiques variées, cils et flagelles locomoteurs et leurs racines intracytoplasmiques. Dans la plupart des cas, les organites cellulaires fondamentaux sont de structure classique.

Les membranes ou *cytomembranes,* composantes essentielles de nombreuses structures cytoplasmiques, sont le plus souvent lisses et donnent une grande quantité de vésicules; certaines Amibes ont un cytoplasme alvéolisé formé de vésicules adjacentes. Ces structures peuvent s'organiser en un réseau complexe de canaux et de lacunes, parfois aplaties (citernes) ; c'est le réticulum endoplasmique, lieu de synthèse et probablement de transport intracellulaire de substances dissoutes. Parfois doublées de petits grains denses (ribosomes d'acide ribonucléique = A.R.N.), elles deviennent granuleuses, mais ne se groupent que rarement en ergastoplasme typique (ancien chromidium des Thécamœbiens). Ces ribosomes (130-150 Å) sont le siège de la synthèse des protéines.

L'appareil de Golgi (dictyosomes) consiste en une série de saccules lisses superposés, de taille et d'épaisseur variables selon un gradient de polarité et s'émiettant latéralement en petites vésicules denses. Il semble manquer totalement dans le cas particulier de certains Rhizopodes anaérobies *(Pelomyxa, Mastigella).* Il est souvent accolé à une grande vésicule ergastoplasmique. Il est apte à se diviser et sa formation semble sous contrôle nucléaire; une Amibe énucléée perd ses dictyosomes, mais la greffe nucléaire les restaure. Ses fonctions sont incomplètement connues, mais il participe à la sécrétion des polysaccharides et à l'élaboration des vésicules enzymatiques (lysosomes). L'appareil parabasal, si caractéristique des grands Flagellés, est un appareil de Golgi complexe, en quelque sorte hypertrophié, et occupant une place déterminée dans la cellule.

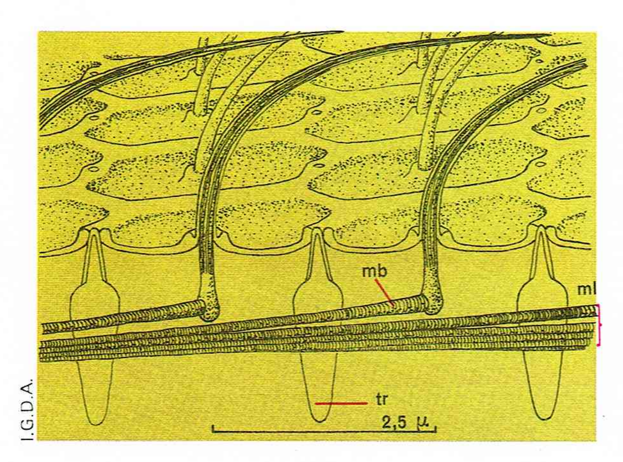
Le chondriome est représenté par des mitochondries de taille et de forme variables (0,5 à 5 μ), le plus souvent sphériques et limitées classiquement par deux membranes; l'interne donne rarement naissance à des crêtes typiques, mais le plus souvent à des formations tubulaires ou sacculaires parfois entrecroisées *(Chaos).* De l'A.D.N. (acide désoxyribonucléique) intrinsèque (peut-être semi-autonome) a été mis en évidence récemment par des techniques concordantes et sûres (microscopie électronique, autoradiographie, etc.) ; il n'est pas normalement décelable en microscopie photonique, sauf dans un cas particulier. Les Kinétoplastidés (Bodonidés et Trypanosomidés) sont dotés d'un organite étrange, à coloration Feulgen positive, et riche en A.D.N. : situé à la base du flagelle, appelé noyau de mouvement, il fut à l'origine de la théorie dite des « Binucléates »; sa bipartition précède de peu la caryocinèse, mais il se colore également par les colorants mitochondriaux. La microscopie électronique devait révéler qu'à côté d'une zone fibrillaire (A.D.N.) existait une structure à crêtes internes rappelant une mitochondrie. Impliquées dans le processus respiratoire, elles sont régressées (tubules rares ou courts) ou manquent dans la plupart des Protozoaires anaérobies, qu'ils soient libres ou parasites, et sont abondantes, en revanche, dans les territoires cytoplasmiques doués d'une intense activité énergétique (vacuoles pulsatiles).

Les lysosomes renferment les enzymes digestives synthétisées au niveau des citernes ergastoplasmiques. Ils s'accolent aux vacuoles digestives, ou gastrioles, qui englobent les proies ingérées selon des modes variés, et s'y déversent. Cette fusion conditionne les phases de la digestion, qui est d'abord acide puis alcaline (évolution aisée à suivre à l'aide d'un indicateur de pH, tel le rouge neutre). Les résidus indigestes sont évacués soit par simple éclatement de la gastriole à l'extérieur, soit en un point fixe, parfois bien structuré, appelé cytoprocte ou cytopyge. L'excrétion de l'excès d'eau et des sels dissous est assurée, pour les organismes dulçaquicoles, par un système de vacuoles particulières, qui drainent le cytoplasme; temporaires, naissant au sein du cytoplasme par confluence de vésicules plus petites et crevant à l'extérieur, ce sont des vacuoles dites osmotiques (chez les Amibes et chez de nombreux Flagellés) ; permanentes, plus complexes et dotées d'une paroi, de canalicules rayonnants, d'un réservoir central et parfois d'un pore excréteur fixe, ce sont des vacuoles dites pulsatiles (la plupart des Infusoires ciliés en possèdent). Le rythme de pulsation est fonction de la température, de la concentration du milieu en sels (ralentissement en milieu plus concentré et inversement), de la physiologie (il y a accélération avant un enkystement). Ces vacuoles n'existent pas dans le cas de Protozoaires parasites ou marins, en équilibre osmotique avec leur milieu, et sont susceptibles de disparaître ou d'apparaître en fonction de la concentration du milieu dans le cas de Protozoaires très tolérants vis-à-vis de ce facteur écologique (euryhalins).



R. Nobili

▼ *Coupe de la région périphérique d'*Euplotes vannus *(Cilié) vue au microscope électronique (× 50 000). me, membrane externe; 1mi, 2mi, 3mi, les trois membranes internes; mc, membrane cytoplasmique.*



◀ *Schéma de la structure de la pellicule d'une paramécie, montrant les microfibrilles basales (mb) et longitudinales (ml) qui assurent la liaison entre les organes locomoteurs; les trichocystes (tr), organites en forme de navette, peuvent exploser dans le milieu ambiant.*

A ces structures infracellulaires, de nature membranaire, s'ajoutent d'autres formations fibrillaires ou tubulaires.

Les microfobrilles sont de fins filaments protéiques ne présentant pas de structure apparente, de 10 à 50 Å de diamètre et de longueur très variable ; abondantes dans le cytoplasme des Infusoires, elles sont souvent arrangées en paquets, en faisceaux plus ou moins lâches pouvant s'entrecroiser librement ou s'anastomoser, formant alors un réseau de mailles régulières. Elles sont certainement très hétérogènes de nature et de fonction. Sous un même aspect morphologique, elles entrent dans la constitution de parties contractiles (myonèmes des *Stentor* ou des *Spirostomum*), assurent la liaison entre organes locomoteurs ou jouent un rôle de soutien (fibre réticulée des Péritriches, par exemple).

Les fibres à structure périodique, également protéiques, d'épaisseur et de longueur très variables, présentent une striation transversale régulière de période principale de 200 à 500 Å à laquelle s'ajoutent parfois une ou plusieurs striations intercalaires plus rapprochées. Ce sont essentiellement des fibres squelettiques.

Les microtubules, souvent encore appelés fibres tubulaires, sont de fins canaux (de 150 à 300 Å de diamètre, en moyenne 250 Å), souvent fort longs (plusieurs microns). La paroi, opaque aux électrons, est formée de treize sous-unités globulaires (40 Å de diamètre moyen) disposées de façon apparemment hélicoïdale. Seuls ou associés en paquets ou en rideaux par de fines anastomoses latérales, ils remplissent des fonctions diverses dans la cellule. Ils sont sous-pelliculaires et aident au maintien de la forme (trypanosomes, Grégarines, etc.) ; en rideaux ou en paquets parallèles, ils glissent les uns par rapport aux autres lors de la contraction cellulaire brutale d'un *Stentor*, sans la provoquer ni changer de diamètre, puis assurent le retour à la forme normale de l'Animal. Ils sont souvent associés à des structures subissant des déformations répétées, comme les vacuoles pulsatiles ou les structures buccales des prédateurs ingérant des proies volumineuses. Ils constituent également l'axe ou axonème des pseudopodes acuminés (axopodes) des Actinopodes. Cet axonème est formé de deux couches de microtubules parallèles, enroulées l'une autour de l'autre; le nombre des microtubules décroît de la base à l'apex. Plus statiques sont les associations de microtubules fixes, donnant des formations rigides comme les axostyles, baguettes squelettiques fréquentes chez les Flagellés. Ce sont aussi les constituants des fuseaux mitotiques, intra- ou extra-nucléaires, et surtout les éléments constitutifs des cils, des flagelles et des grains basaux (cinétosomes, blépharoplastes) dont ils sont issus.

Les cinétosomes sont en effet analogues aux centrioles des cellules de Métazoaires. Ils ont été découverts en 1877 (Eimer) et appelés corpuscules basaux; l'homologie fut admise dès 1898 (Henneguy) et confirmée par la microscopie électronique. Un cinétosome a donc la forme d'un petit cylindre de 0,4 μ de long sur 0,17 de diamètre. Il est disposé perpendiculairement à la surface cellulaire, dans l'ectoplasme (zone périphérique du cytoplasme plus rigide que l'endoplasme), et il est formé de neuf triplets de trois tubules (structure dite énéanème). Ces triplets sont arrangés en cercle à la partie supérieure (distale) et à la façon des pales d'une aube à la partie inférieure (proximale); le tubule le plus central de chaque triplet (A) et le médian (B) se prolongent dans le cil ou le flagelle correspondant (doublet). Le tubule le plus externe (C) est limité au cinétosome et s'interrompt en biseau un peu en dessous de la membrane cellulaire. Le tubule A est lui-même constitué de treize sous-éléments alors que B et C n'en comptent que onze. Aux neuf doublets (A + B) pénétrant dans le flagelle ou le cil et ayant une disposition circulaire et périphérique s'adjoignent deux tubules centraux, ancrés sur une masse dense située au pôle supérieur du cinétosome. Ainsi décrit, un cil ou un flagelle est identique quel que soit le groupe zoologique considéré, et cela n'est pas sans une réelle portée phylogénique, une convergence paraissant exclue. Mais il y a en fait, dans le détail, d'innombrables petites variations portant sur la présence de septum, de plaques, de condensations ou de microfibrilles de liaisons intertubulaires qui « personnalisent » les ultrastructures de nombreuses espèces et qui, au moins chez les Flagellés, laissent à penser qu'il s'agit bien là de caractères phylogéniques précis, quoique difficiles à mettre en évidence.

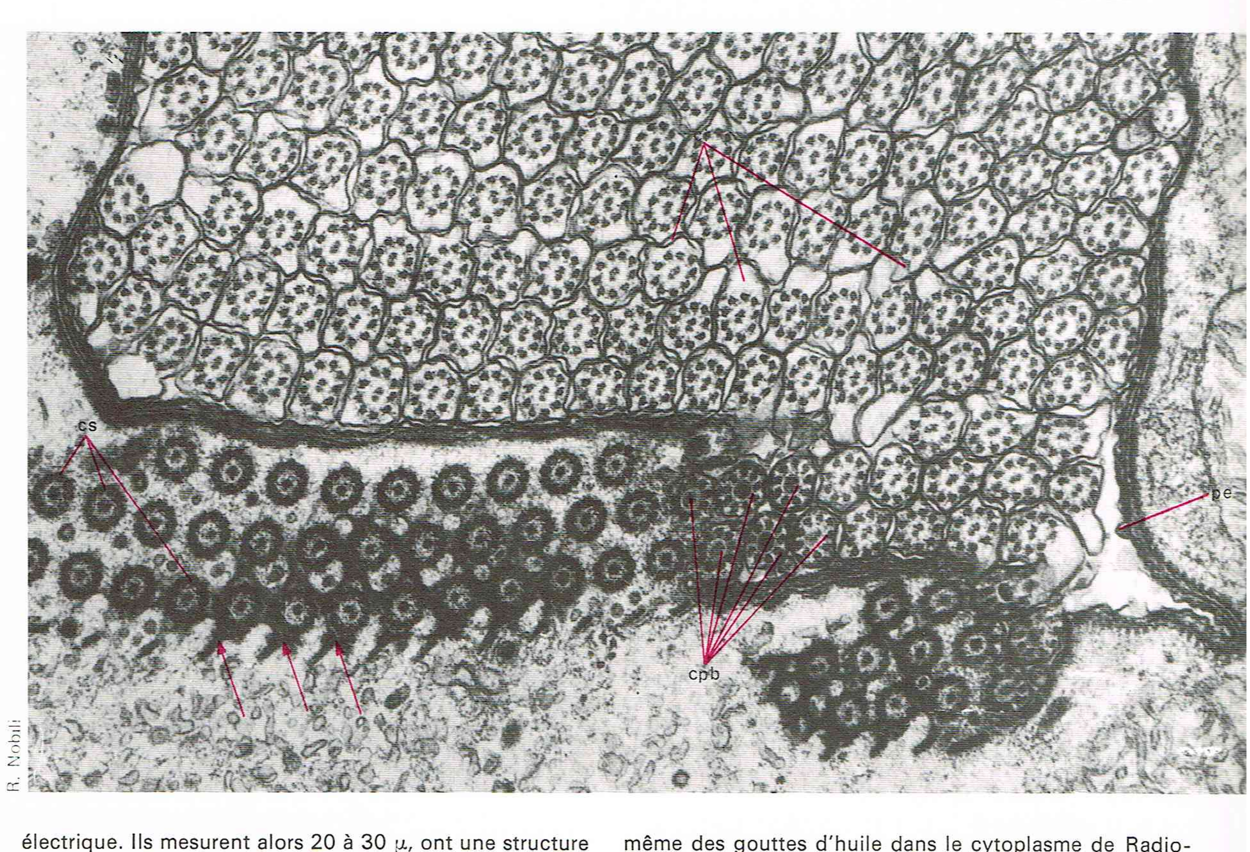
De même que les centrioles des Métazoaires, les cinétosomes sont des centres organisateurs doués d'un extraordinaire pouvoir morphogène encore bien mal connu. Sauf rares exceptions, il en émane un cil ou un flagelle du côté externe (distal) et un nombre variable de dérivés intracytoplasmiques du côté profond (proximal). L'ensemble de ces structures a reçu le nom de cinétide (Chatton, 1924). Ces dérivés cinétosomiens intracytoplasmiques sont soit des formations denses, sans structure apparente, soit des microfibrilles, simples ou en réseaux, soit des fibres périodiques, soit enfin des microtubules, isolés ou groupés. Toutes ces structures sont disposées selon des arrangements spatiaux bien précis pour un Animal donné et une zone cytoplasmique définie. Le maximum de complexité est présenté par les Infusoires.

D'autres organites de structure très complexe sont élaborés dans le cytoplasme, migrent sous la pellicule et, en cas de besoin, sont éliminés brutalement. Les plus connus sont les *trichocystes* des Holotriches *(Paramecium)*; en forme de navette, de 1 à 4 μ de longueur, surmontés d'une pointe et d'une cape granuleuse, ils peuvent exploser dans le milieu ambiant si l'animalcule subit une agression sévère, mécanique, chimique ou

I.G.D.A.

◀ *Représentation schématique d'un flagelle et d'un cinétosome, situés dans la partie antérieure de* Pseudotrichonympha ; *A, section longitudinale; B-G, sections transversales aux niveaux indiqués; s, structure annulaire de liaison des fibrilles centrales; fc, fibrille centrale; fs, microfibrille secondaire; fp, fibrille périphérique; ef, élaborations latérales de la fibrille; cb, corps basal excentré; t, filament mince s'étendant latéralement au sommet du cinétosome; d, portion distale du cinétosome; p, portion proximale; mf, membrane du flagelle; mc, membrane cellulaire; gm, granules; td, terminaison distale de la troisième fibrille d'un triplet du cinétosome; cy, cylindre dans la lumière de la partie distale du cinétosome; sb, structure de la portion basale du cinétosome; a, tubule central; b, tubule médian; c, tubule externe.*

▶ *Champ oral d'*Euplotes vannus *en voie d'organisation au moment de la conjugaison; cs, cinétosomes en section transversale; ci, cils en coupe transversale; pe, pellicule en voie de différenciation; cpb, cinétosomes sectionnés par la coupe au niveau de la plaque basale.*



électrique. Ils mesurent alors 20 à 30 μ, ont une structure périodique, régulièrement striée, et une pointe acérée homogène; la cape disparaît. On leur attribue un rôle défensif et, souvent, la possibilité d'un ancrage temporaire au substrat; ils font l'objet de nombreuses recherches en génétique, car ils sont concernés par un grand nombre de mutations portant sur leur élaboration, leur migration ou leur fonctionnement. Il en existe bien d'autres types : *toxicytes* des Gymnostomes carnivores, paralysant leurs proies, *haptocystes* fixateurs des tentacules d'Acinétiens, *mucocystes* de divers autres Ciliés. Ils ne sont point l'apanage des Infusoires; il en existe également chez les Phytoflagellés et chez quelques Héliozoaires.

En plus des organites fondamentaux fonctionnels de la cellule, on trouve dans le cytoplasme une grande variété de substances accumulées, résultat visible du métabolisme : ce sont des enclaves inertes, ou *paraplasme*.

Les lipides, graisses neutres ou acides gras, sont abondants sous forme de gouttelettes réfringentes. Il y a même des gouttes d'huile dans le cytoplasme de Radiolaires planctoniques. D'une façon générale l'élaboration de lipides est abondante dans le cas d'organismes planctoniques, cela facilitant la sustentation en diminuant la densité relative du Protozoaire. Rappelons aussi que la plupart des techniques de laboratoire éliminent les lipides (utilisation de solvants) et qu'en conséquence ils ne figurent que rarement dans les dessins des manuels.

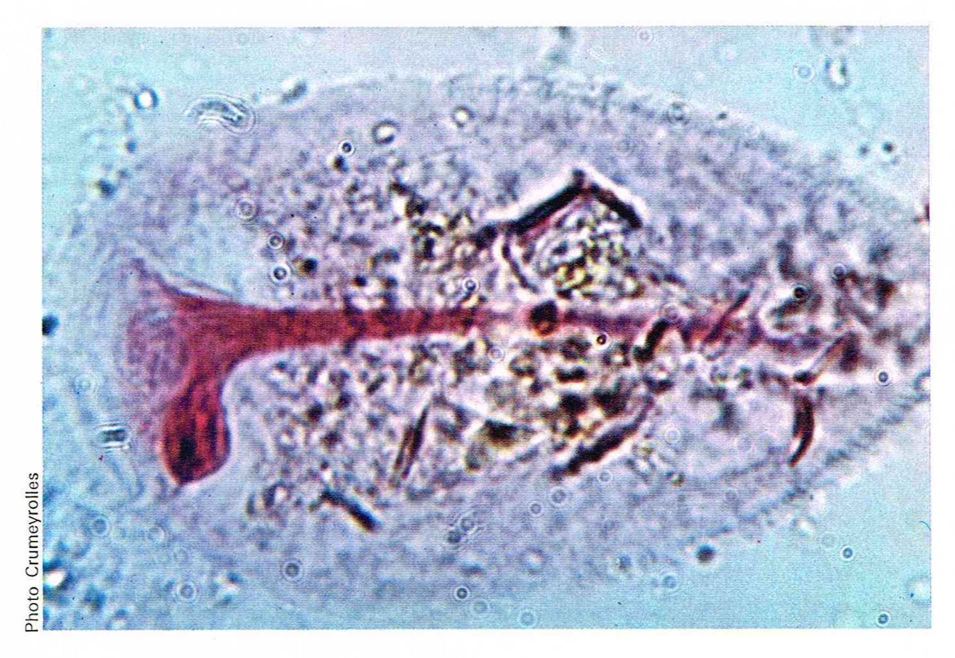
Les glucides accumulés sont représentés par des polysaccharides identiques ou très voisins du glycogène; le degré de polymérisation varie en effet d'un groupe à l'autre et est rarement connu avec précision. Ce sont des caractéristiques tinctoriales ou enzymatiques qui permettent de les reconnaître. Nous citerons le glycogène vrai des *Trichomonas* et de certaines Amibes, l'amylopectine de nombreux Infusoires, le paraglycogène des Sporozoaires, l'ophryoscolécine de la plupart des Infusoires Ophryoscolécidés. Les polysaccharides peuvent être localisés strictement dans la cellule, à l'un des pôles, ou imprégner un autre organite (axostyle), ou former des plaques squelettiques (chez les Ophryoscolécidés), ou bien être dispersés dans toute la cellule sous la forme de petits granules ou de corps volumineux et réfringents (corps brillants ou glycosomes des *Pelomyxa*), etc.

Les protides, représentés par des inclusions de formes et de tailles diverses, plus ou moins denses et inconstants, ont reçu des noms variés : microsomes, corps chromatoïdes, etc.

Enfin des *corps minéraux* peuvent apparaître au sein du cytoplasme; ce sont des spicules de soutien, siliceux ou constitués par des sels divers (sulfate de strontium des Acanthaires), ou encore des écailles protectrices, siliceuses (Héliozoaires, Thécamœbiens) ou calcaires. Il peut aussi s'agir de déchets du métabolisme : cristaux de phosphate de calcium *(Paramecium)* ou rhomboèdres de dérivés de l'urée caractéristiques des Amibes du genre *Chaos*.

Le noyau. Tous ces organites, extrêmement complexes pour qui n'en est pas familier, apparaissent, s'organisent ou s'agencent surtout en fonction de l'information génétique contenue pour l'essentiel dans l'A.D.N. nucléaire (acide désoxyribonucléique). Cependant un peu d'A.D.N. a été mis en évidence au sein du chondriome, des plastes et, semble-t-il, des cinétosomes. Cette information génétique extranucléaire ne semble pas autonome et serait de toute façon contrôlée par le noyau. Tous les Protozoaires sont des Eucaryotes et

▼ *Réserves polysaccharidiques (glycogène) localisées au niveau de l'axostyle de* Joenia annectens *(Hypermastigines) [150 μ] (coloration* in toto*; contraste interférentiel).*



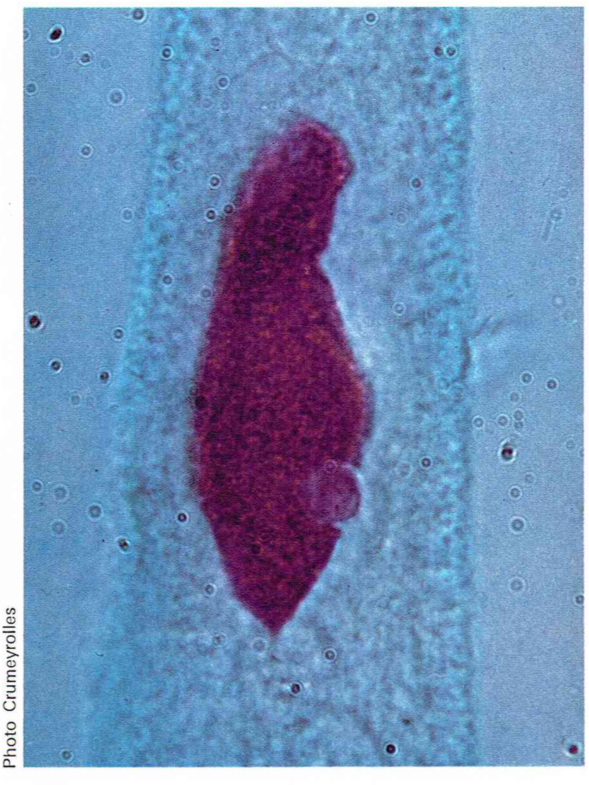


Photo Crumeyrolles

◀ *Appareil nucléaire de* **Paramecium caudatum** *; un petit noyau, le micronucleus, est logé dans une encoche d'un second, plus volumineux, le macronucleus (coloration de Feulgen* **in toto**).

possèdent donc, au moins, un noyau. Il n'est pas fondamentalement différent de celui des Métazoaires ; c'est une vésicule à paroi bi-membranaire régulièrement percée de pores, et renfermant un complexe macromoléculaire d'acide désoxyribonucléique (A.D.N.), d'acide ribonucléique (A.R.N.) et de diverses protéines. Selon l'état et les proportions de ces différents éléments les noyaux pourront se montrer sous des aspects très variés. Il est rare de distinguer les *chromosomes* dans un noyau au repos (Polymastigines, Péridiniens) : ils sont en effet plus généralement déspiralisés et non discernables dans le suc nucléaire ou *caryolymphe* au point que les colorations spécifiques de l'A.D.N. (test de Feulgen, vert de méthyle, etc.) appliquées aux noyaux en repos (quiescents) sont souvent très faibles, voire négatives. Les noyaux à *chromocentres,* condensations au niveau desquelles les chromosomes ne sont pas totalement déspiralisés, sont très rares chez les Protozoaires.

Le nombre de chromosomes, en principe spécifique, est très variable, de deux (Polymastigines) à plus de cinq cents *(Chaos diffluens) ;* quand il varie (polyploïdie) au sein d'une même espèce (variétés), la taille du noyau est fonction du nombre de chromosomes *(Paramecium bursaria).*

Il y a fréquemment, soit au centre d'un endosome, soit au bord, un très petit granule chromatique constitué d'A.D.N. : c'est *l'organisateur nucléolaire ;* il apparaît en microscopie électronique comme un corps dense, finement ponctué et très contrasté et représenterait une partie du chromosome au niveau duquel se fait l'élaboration de l'A.R.N. ; sa structure est tout aussi mal connue que celle des chromosomes. S'il est déspiralisé, on ne peut guère observer que des points ou des granules ; lorsqu'il est condensé, il apparaît parfois des structures fibrillaires nattées, dont l'interprétation est incertaine (chromosomes des Péridiniens).

L'A.R.N., sous forme de corps nucléolaires, d'aspects, de tailles et de dispositions très divers, demeure bien visible.

Central et sphérique (caryosome), baignant dans une caryolymphe abondante, tel est l'aspect d'un type nucléaire très répandu, le protocaryon, chez les petites Amibes, divers Flagellés et Sporozoaires. Répartis à la périphérie (endosomes), sphériques, lenticulaires, parfois rubanés, les noyaux de type vésiculaire se trouvent chez les Rhizopodes, Actinopodes, etc. Ces noyaux, qui peuvent être très volumineux (plusieurs dizaines de μ), présentent souvent une disposition reconnaissable et particulière de rubans nucléolaires leur conférant une certaine spécificité. Cela est frappant notamment dans le cas des Amibes bi- ou plurinucléées (plasmodes) dont tous les noyaux sont strictement identiques.

En dehors de quelques Foraminifères il n'est qu'une exception classique à cette règle, celle des Infusoires qui, à l'exclusion d'un seul genre *(Stephanopogon),* présentent un dimorphisme nucléaire particulier. L'un des noyaux, petit (micronucleus ou micronoyau), diploïde et permanent, ne se manifeste qu'au cours de la division ou des phénomènes de la sexualité (noyau sexuel). L'autre, plus volumineux (macronucleus ou macronoyau), généralement polyploïde (jusqu'à 1 000 n), riche en A.R.N., dirige les synthèses cellulaires (noyau trophique ou végétatif).

Les formations nucléolaires s'estompent ou s'amenuisent lors de la division nucléaire pendant que les chromosomes, en se spiralisant, deviennent progressivement apparents.

L'enveloppe nucléaire est parfois doublée de structures fibrillaires (soutien ?) disposées en réseaux lâches ou en mailles hexagonales régulières à l'extérieur ou, plus souvent, à l'intérieur même du noyau (divers Rhizopodes des genres *Chaos* ou *Difflugia*).

La même espèce peut, à des phases différentes de son développement, montrer des organisations nucléaires très dissemblables. Il y a alors des *différenciations nucléaires* soit simultanées (certains Foraminifères), soit le plus souvent successives. C'est en particulier le cas lorsqu'un parasite change d'hôte, ou au cours de processus sexuels, ou lorsque, les conditions devenant défavorables, il y a réalisation d'une forme de survie (kystes).

Reproduction

Les noyaux, porteurs de l'information génétique propre à l'espèce, vont léguer celle-ci à leurs descendants : c'est le phénomène de la *reproduction.* Elle se présente selon deux modalités fondamentales : la reproduction *asexuée* (agamogonique) produisant deux ou plusieurs individus au patrimoine génétique identique, et la reproduction *sexuée* (gamogonique), qui assure un brassage et une recombinaison génétique cyclique par fusion de noyaux (caryogamie) suivie ou précédée d'une réduction chromosomique compensatrice.

La reproduction asexuée. La division cellulaire se déroule selon des modes mitotiques variés. La condensation et l'égale répartition des chromosomes sont passées longtemps inaperçues et, la petite taille des noyaux aidant, certaines images ont fait croire à l'existence d'une division directe (amitose) chez bon nombre de Protozoaires ; cela n'est pas le cas. Seuls les macronuclei polyploïdes des Infusoires s'adonnent à ce processus, mais il s'agit alors d'une ségrégation de génomes, chaque noyau fils emportant un nombre important de

▼ *Division amitotique d'un macronucleus de* **Paramecium caudatum** *; les deux micronuclei sont déjà reconstitués dans chaque cellule fille (coloration* **in toto**).

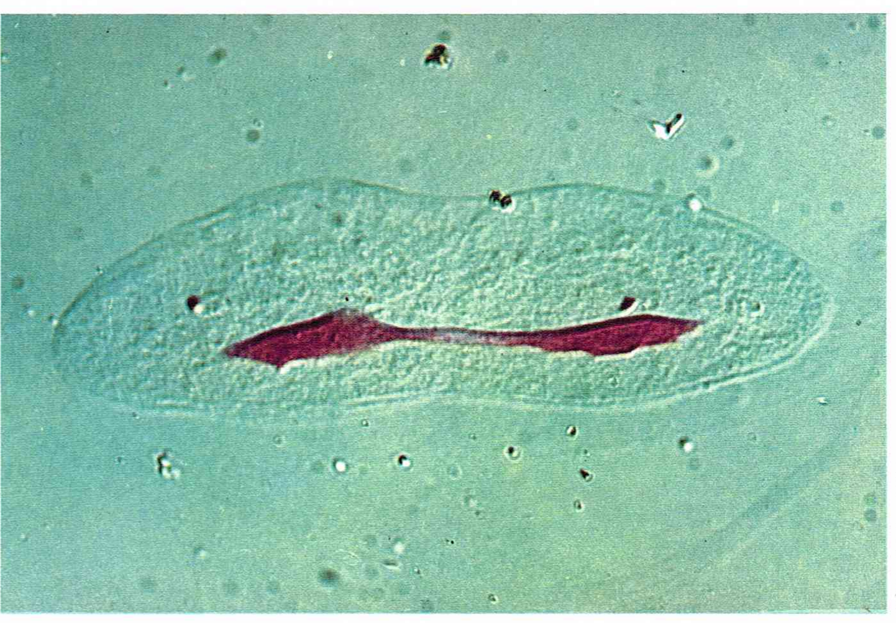
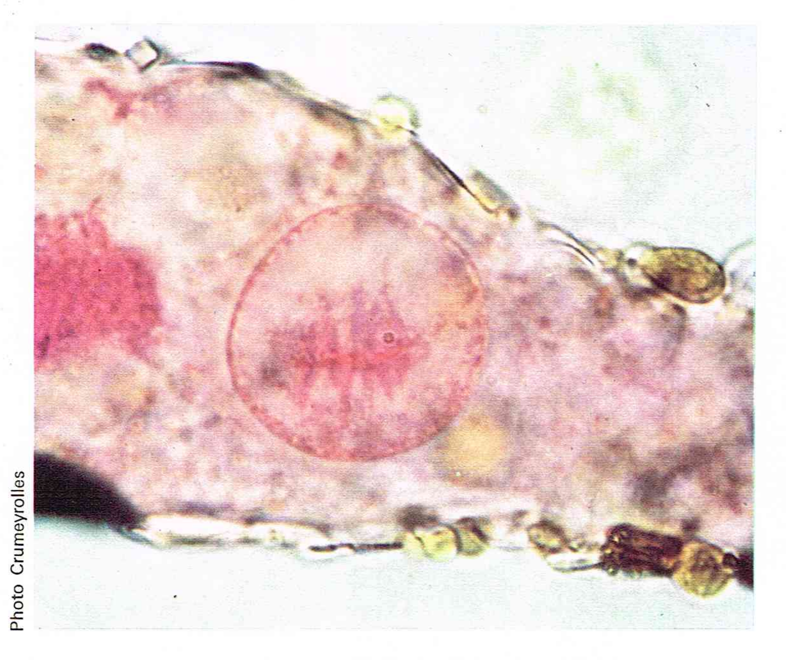
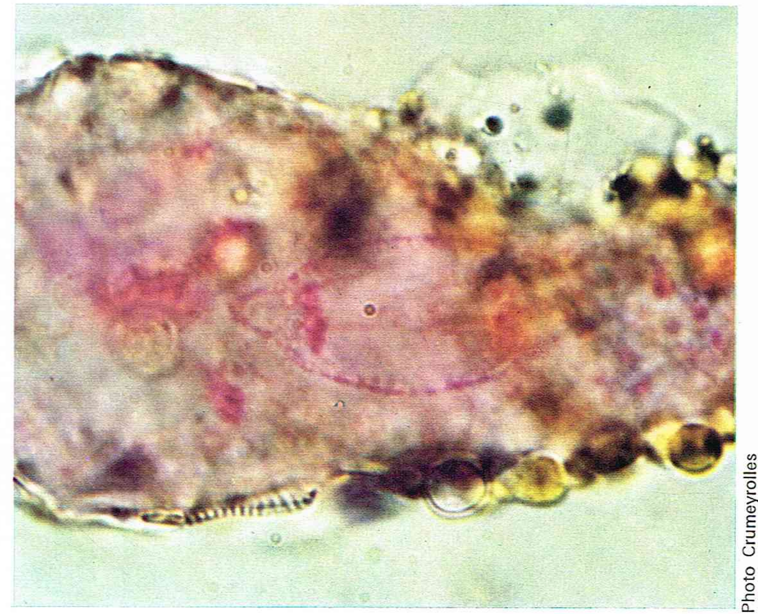


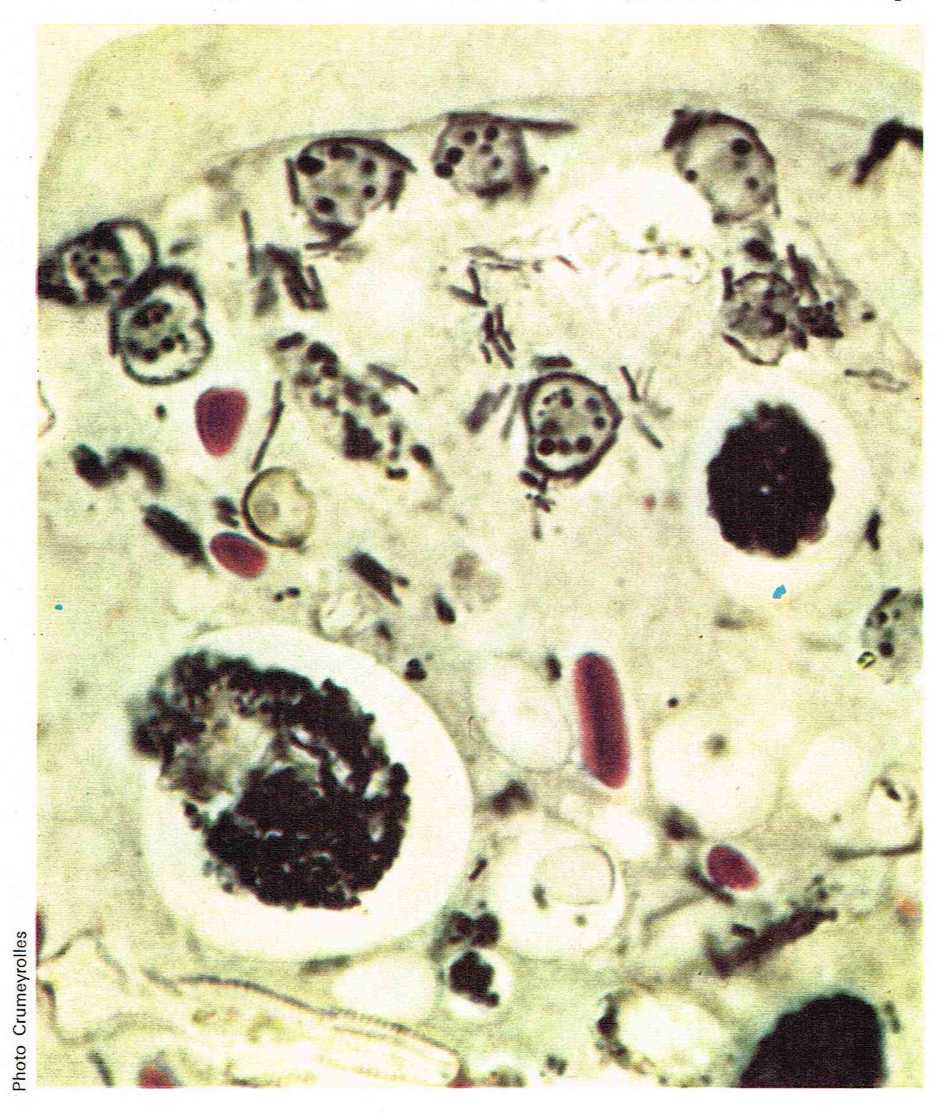
Photo Crumeyrolles


Photo Crumeyrolles


Photo Crumeyrolles

▲ *Exemple de division nucléaire chez un Protozoaire* (Difflugia, *Thécamibiens*). *Les chromosomes en métaphase sont fixés à un fuseau intranucléaire (à gauche). A l'anaphase (à droite), les deux lots chromosomiques gagnent les pôles opposés sans qu'il y ait effacement de la membrane nucléaire (cryptomitose)* [*coloration* in toto].

▼ Amoeba (Pelomyxa) quarta *en coupe; les nombreux noyaux (10 μ) de ce syncytium sont entourés de Bactéries symbiotes (Gram +). Les réserves de glycogène apparaissent sous la forme de gros corps denses colorés en rouge.*


Photo Crumeyrolles

garnitures chromosomiques complètes. De toute façon ce sont des éléments destinés à dégénérer et régulièrement reconstitués.

Tous les Protozoaires recourent donc à une mitose (caryocinèse) de principe classique avec équirépartition du matériel génétique des chromosomes (A.D.N.) préalablement dupliqués en chromosomes fils (chromatides), mais de déroulement complexe et varié. On a longtemps opposé deux grandes familles de cinèses selon que les chromosomes en mitose sont associés aux fibres d'un fuseau achromatique ou à la membrane nucléaire. Dans le premier cas ou *orthomitose,* il existe une phase classique d'équilibre, la métaphase; dans le second ou *pleuromitose,* cette phase semble escamotée et les chromosomes, associés à la membrane nucléaire par leur centromère, paraissent glisser le long de celle-ci pour gagner des pôles opposés.

L'étude attentive, tant de documents anciens de la microscopie photonique que des données plus récentes de la microscopie électronique, a révélé que les phénomènes ne sont pas si simples. En premier lieu la membrane nucléaire ne disparaît pas en fin de prophase comme cela est le cas pour les mitoses des Métazoaires et des Métaphytes, mais persiste, indemne en général, pendant tout le cours du processus, ce qui a valu à l'ensemble des mitoses de Protozoaires le nom de *cryptomitose* (Hollande 1972). En second lieu c'est une structure unique, le centriole énéanème, qui préside à la mitose de l'immense majorité des cellules animales, alors que la cryptomitose des Protozoaires est ordonnée par des « centres cinétiques » (inducteurs de structures fusoriales) d'allures très variées, tantôt intra-, tantôt extra-nucléaires. Intra-nucléaires, il pourra s'agir de vésicules (micronucleus des Ciliés) ou de masses amorphes juxta-membranaires (certains Flagellés Radiolaires, Foraminifères). Extra-nucléaires, ce sera un disque *(Acanthamoeba),* un cône dense strié (Sporozoaires) ou encore une sphère de hyaloplasme réfringent, dépourvue de toute structure (chez de nombreux Flagellés), appendue à de petites tiges denses (ou atractophores) elles-mêmes induites, quand elles ne sont pas permanentes, par un cytoplasme apical particulier (morphoplasme) enrobant quelques cinétosomes dits privilégiés.

Il peut exister des centrioles aux pôles fusoriaux, mais en l'état actuel des données publiées, il semble que leur apparition soit liée à l'élaboration imminente de flagelles (gamètes) car, dans les mêmes espèces, ils n'apparaissent pas au cours des autres divisions.

On conçoit aisément que de nombreuses subdivisions puissent être réalisées d'un point de vue morphologique ou dynamique, selon que le fuseau sera extra- ou intranucléaire, qu'il apparaîtra d'emblée complet, ou par moitiés distinctes secondairement mises en relations, que les centromères des chromosomes seront fixés directement aux fibres fusoriales ou encastrés dans le feuillet

interne de la membrane nucléaire et alors en liaison avec des fibres chromosomiales, distinctes des fibres fusoriales (et à rôle probablement antagoniste). Ces essais de systématisation des modes mitotiques, s'ils ne sont pas récents, ne peuvent se faire avec quelque précision que depuis l'utilisation du microscope électronique et demandent souvent un matériel très abondant, et un travail technique particulièrement minutieux. Ils devraient pourtant être très fructueux, surtout sur le plan de la phylogénie.

La caryocinèse, quel que soit son mode, assure donc une prolifération nucléaire, mais elle n'est pas suivie instantanément de l'élaboration de cellules indépendantes. Si la réalisation de syncytiums est rare chez les Métazoaires, elle est très fréquente et pratiquée par presque toutes les classes de Protozoaires. Il suffit évidemment que la caryocinèse se produise une fois sans être suivie de la scission des cytoplasmes (cytocinèse, plasmotomie) et l'on obtient des êtres binucléés comme *Amoeba binucleata* (au moins quatre espèces réunies sous ce nom), *Arcella vulgaris,* ou les *Giardia* (Flagellés, Diplozoaires).

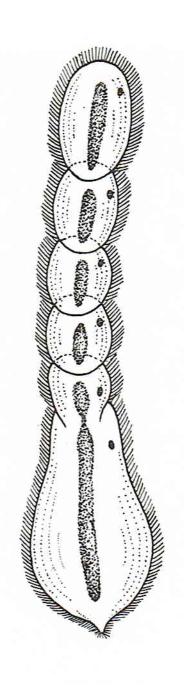
Si le phénomène se poursuit plusieurs fois, de façon synchrone, on obtient des syncytiums dont le nombre de noyaux, en principe identiques, peut être très élevé (jusqu'à 1 000). C'est le cas de quelques Flagellés (*Diplonympha, Stephanonympha, Calonympha,* etc.), d'Amibes libres très répandues *(Chaos, Pelomyxa, Amoeba),* de Thécamœbiens *(Arcella polypora,* plusieurs *Difflugia),* de Foraminifères, de nombreux Actinopodes et des Opalines. Notons que ces phénomènes sont parfois d'interprétation délicate : ainsi les Arcelles binucléées sont toujours connues sous cet état et les deux noyaux se divisent de concert lors de l'élaboration d'une nouvelle coque; il est cependant probable que des stades uninucléés existent à un certain moment (amœbules nues et libres). Des modalités analogues conduisent divers Ciliés à posséder un nombre parfois élevé de micronuclei *(Paramecium multimicronucleatum)* ainsi que de macronuclei *(Loxodes).*

Si les divisions multiples se succèdent rapidement, donnant naissance à un plasmode transitoire aussitôt découpé en éléments uninucléés de très petite taille, nous avons une *schizogonie* élaborant des *schizozoïtes* (chez les Sporozoaires par exemple). Mais si la division du cytoplasme s'amorce au fur et à mesure que se déroulent les mitoses, nous obtiendrons la formation de chaînes d'individus, généralement de tailles différentes et ne se séparant que progressivement à l'un des pôles. Cette modalité est toutefois peu courante.

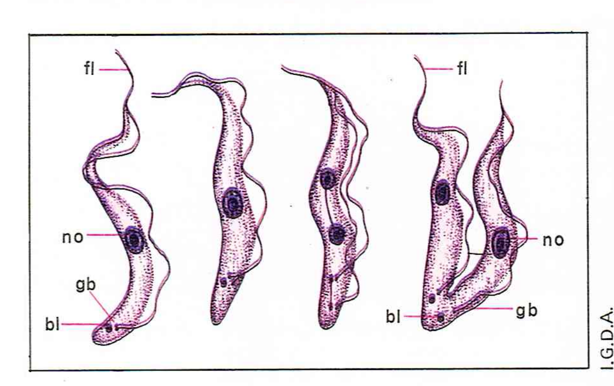
Le plus souvent il y a synchronisme entre la caryocinèse et la séparation des cytoplasmes. Si les volumes cytoplasmiques sont presque égaux, il s'agit d'une division binaire égale, qui peut alors être soit longitudinale (Flagellés), soit transversale (Ciliés), soit quelconque (Amibes). Chaque cellule fille reconstitue les structures qui lui manquent le cas échéant (bouche, flagelle, axostyle). Si les volumes cytoplasmiques sont sensiblement différents, il y a bourgeonnement; à la surface, ou au sein même de l'organisme mère, s'isolent un ou plusieurs bourgeons qui emportent un appareil nucléaire, un peu de cytoplasme, se détachent et refondent un organisme complet en réorganisant toutes les structures manquantes. C'est le processus de gemmiparité habituel des Acinétiens par exemple. La transformation peut éventuellement être complète, l'Animal n'abandonnant que les éléments squelettiques et tout l'organisme prenant l'allure d'un tel bourgeon cilié appelé migrateur. Ce processus, en dehors de facteurs internes, peut être produit par des modifications du milieu comme l'anoxie (abaissement de la teneur en oxygène ou suppression de celui-ci) ; le bourgeon va alors se fixer dans une zone écologiquement plus favorable.

La reproduction asexuée, quelles que soient ses modalités, assure donc d'une part la réalisation, plus ou moins rapide, d'individus strictement identiques à leurs ancêtres, et d'autre part la prolifération de l'espèce sans contacts entre les individus. Dans bien des cas c'est le seul processus que l'on connaisse (nombreux Flagellés, la plupart des Rhizopodes, etc.)

Photo Crumeyrolles


I.G.D.A.

▲ ***Chez certains Protozoaires (ici* Anoplophrya*), la reproduction asexuée peut s'accomplir par une succession de divisions du noyau et du cytoplasme, aboutissant ainsi à la formation de chaînes d'individus se séparant progressivement.***



I.G.D.A.

◀ ***Schéma de la reproduction cellulaire de* Trypanosoma brucei *; fl, flagelle; no, noyau avec le nucléole; gb, granule basal; bl, blépharoplaste; (× 650).***

La reproduction sexuée. De nombreux Protozoaires montrent un rapprochement entre individus distincts, morphologiquement différenciés ou non, suivi de phénomènes complexes essentiellement caractérisés par la fusion de noyaux (haploïdes) ou caryogamie, réalisant une « cellule-œuf » (diploïde) ou *zygote* (copula). Les Protozoaires concernés parcourent donc un cycle de reproduction; selon que le passage de l'état diploïde à l'état haploïde se fait avant ou après la copulation et selon les longueurs respectives des deux phases, il est possible de reconnaître plusieurs types de développement.

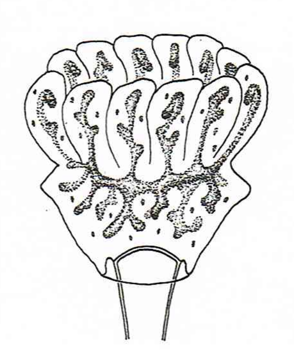
Le Protozoaire, sous sa forme courante et durable, est haploïde, seul le zygote est diploïde et de vie brève; il subit immédiatement la méiose; c'est le cas des Sporozoaires, et leur cycle est dit *haplobiontique.* Inversement, les individus rencontrés sont diploïdes, et la méiose, rapide, s'effectue après la rencontre des partenaires, donnant alors naissance à des noyaux haploïdes (pronuclei) à vie brève, et fusionnant immédiatement; le cycle est *diplobiontique* (c'est le cas des Ciliés). Enfin les phases haploïdes et diploïdes peuvent être équivalentes, correspondant à des générations différentes, susceptibles de se diviser entre-temps d'une façon asexuée. La méiose, dans ce cas, prend place à la fin de la vie de l'organisme diploïde; c'est le cas des Foraminifères, et leur cycle est dit *haplo-diplobiontique.*

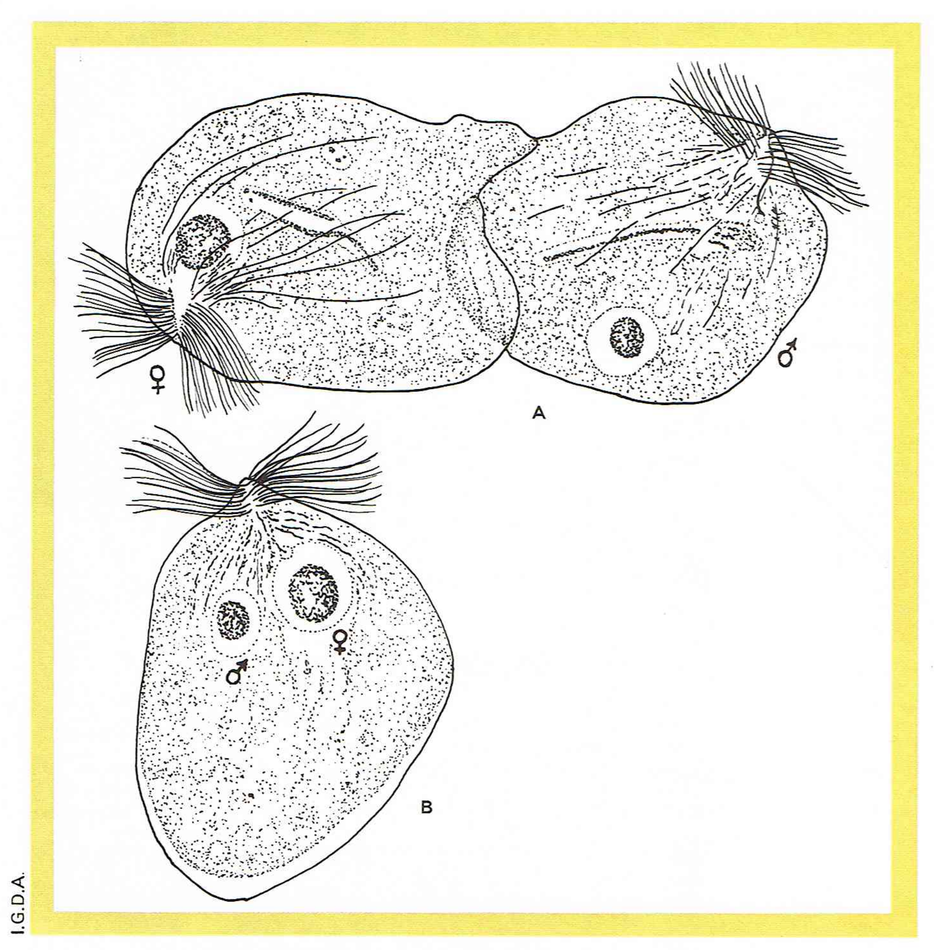
D'une façon générale la reproduction sexuée ne joue qu'un rôle très secondaire dans la prolifération des espèces (à l'encontre de ce qui se passe chez les Métazoaires). Elle a surtout pour effet de rénover le patrimoine génétique de l'espèce par le brassage génique classique qu'apportent méiose et fécondation.

Quelques Protozoaires, Flagellés, Héliozoaires, montrent une méiose classique à quelques détails près. L'interprétation est en outre souvent rendue fort délicate du fait de la petitesse des noyaux et du grand nombre de chromosomes (chez les Ciliés). Les Hypermastigines

◀ ***Division de* Paramecium caudatum *observée* in vivo *; les deux individus fils, l'antérieur (ou proter) et le postérieur (ou opisthe), reformeront les éléments qui leur manquent (250 µ) [contraste interférentiel].***

▼ ***Reproduction asexuée par bourgeonnement chez* Ephelota gemmipara.**


I.G.D.A.



▲ *Exemple de reproduction sexuée avec gamétogamie chez* Barbulanympha *; les cellules libres (A) ou gamètes mâles (♂) et femelles (♀) provenant des stades végétatifs ou gamontes fusionnent et donnent un œuf ou zygote (B)* [× *300*].

▶ *Reproduction sexuée avec gamontogamie chez* Discorbis mediterranensis *; après l'appariement des deux gamontes, il y a formation de gamètes qui fusionnent dans l'espace compris entre les deux coques.*

▶ *Page ci-contre, à gauche :* Gregarina polymorpha *en syzygie : le satellite mâle est fixé à la zone postérieure du primite femelle. Les deux zones claires sont les noyaux (300 μ)* [in vivo *; contraste interférentiel*].

(Zooflagellés), en revanche, dont les chromosomes de grande taille sont aisément observables, montrent des méioses particulières, dites en un seul temps ; il y a un bref appariement puis, sans duplication, donc sans tétrades (ni probablement de chiasmas), les chromosomes homologues se séparent. Il n'y a qu'une seule division et les recombinaisons chromosomiques semblent limitées à leur séparation au hasard lors de l'unique anaphase. Ce type de méiose originale est postzygotique *(Oxymonas, Leptospironympha),* aussi bien que prézygotique *(Urinympha)*. Cela semble bien être aussi le cas des Sporozoaires.

Les entités haploïdes ainsi formées peuvent connaître des sorts très différents ; ou bien il y a libération indépendante de cellules libres, nageuses, différentes le plus souvent des stades végétatifs qui leur ont donné naissance (gamontes) : ce sont des gamètes qui vont fusionner et ce processus est appelé *gamétogamie.* Il y aura *isogamie* ou *anisogamie* selon que les gamètes seront identiques ou non. Par contre si la reproduction est *induite* par la rencontre et l'association de deux partenaires au stade végétatif, généralement préalable à la méiose, il y aura *gamontogamie* qui peut se conclure par la réalisation de gamètes autonomes ou de « noyaux gamétiques » non indépendants. Enfin un gamonte isolé peut se livrer seul au processus sexuel, et élaborer des gamètes ou des « noyaux gamétiques » qui copulent : c'est le processus de l'*autogamie*.

La gamétogamie. Elle est la règle pour les Phytoflagellés et son déterminisme a donné lieu à des travaux fort nombreux. Elle a été aussi observée par Cleveland depuis 1949 chez de nombreux Zooflagellés Hypermastigines vivant en symbiose dans le tube digestif d'une blatte Américaine *(Cryptocercus)*. En 1966 ce processus a été retrouvé chez d'autres Hypermastigines symbiotes de Termites. La reproduction sexuée de ces espèces est curieusement induite par l'hormone de mue (ecdysone) sécrétée par la glande pro-thoracique de l'Insecte, qui entraîne la détermination des gamontes sans qu'il y ait, le plus souvent, de modifications morphologiques observables. Puis le gamonte, haploïde, engendre par une seule division (gamogonique), dite différentielle, deux gamètes ; l'un est femelle, l'autre, souvent un peu plus petit, est mâle (c'est le cas de *Barbulanympha*). Deux gamètes de sexe différent vont alors fusionner selon des modes variés et spécifiques et donner un zygote ou copula. D'autres modalités existent ; *Trichonympha,* par exemple, commence par s'enkyster et résorber ses organites, puis la division gamogonique survient et engendre les deux gamètes mâle et femelle. Quand le kyste s'ouvre, les gamètes, libérés, copulent et la caryogamie aboutit au zygote fugace. Une méiose en deux temps restitue deux *trophozoïtes* haploïdes.

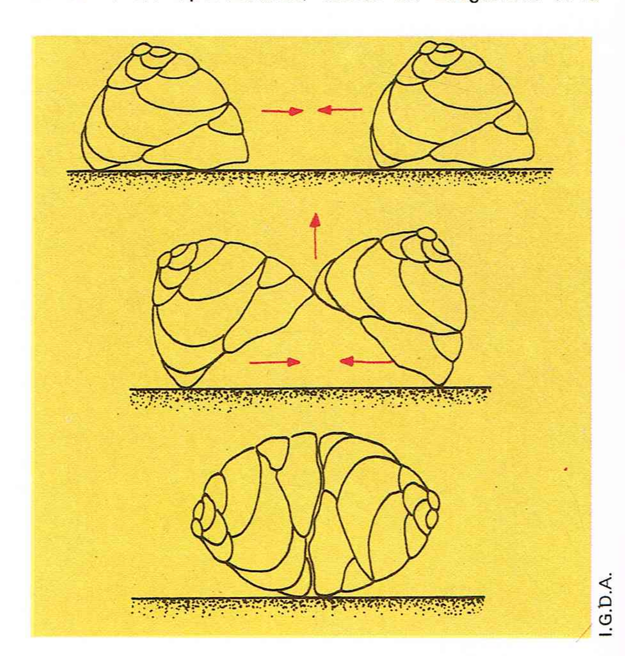
Plus de trente espèces sont hébergées dans le tube digestif de la blatte américaine, et presque toutes montrent une sexualité analogue.

Quelques Foraminifères comme *Elphidium, Discorbis, Orbulina,* dont la coquille comprend plusieurs loges *(polythalames),* ou comme *Myxotheca* et *Iridia* qui ont une seule loge *(monothalames),* libèrent de petits gamètes nageurs qui sont issus de la phase sexuée du cycle (gamonte) par divisions multiples et fragmentation de la masse cytoplasmique. Ils sont de petite dimension (2 à 5 μ), identiques (isogamie), biflagellés, et quittent la coque vide en nageant. La copulation donne un zygote diploïde, qui est à l'origine de la phase asexuée du cycle (agamonte).

Presque toutes les Coccidies (Sporozoaires) pratiquent également la gamétogamie avec une particularité : les gamontes femelles et mâles ne subissent pas la même évolution ; alors que les premiers donnent directement un gamète volumineux et immobile ou *macrogamète,* les seconds se divisent plusieurs fois et engendrent de nombreux gamètes bi- ou triflagellés, les *microgamètes* qui pénètrent dans les macrogamètes et procèdent à la caryogamie. Une méiose en un temps survient et les éléments qui en sont issus se reproduisent de façon asexuée, par sporogonie et parfois schizogonie.

La gamontogamie est l'induction des phénomènes de la reproduction sexuée par l'appariement de deux gamontes. Cet acte est suivi soit de l'élaboration de gamètes, soit de l'échange de noyaux particuliers, soit enfin de la fusion des cytoplasmes suivie de méiose et de caryogamie.

Les Foraminifères nous fournissent quelques exemples d'élaboration de gamètes triflagellés *(Discorbis mediterranensis)* ou amœboïdes *(Patellina),* qui fusionnent dans l'espace compris entre les deux coques. En ce qui concerne les Sporozoaires, toutes les Grégarines et la

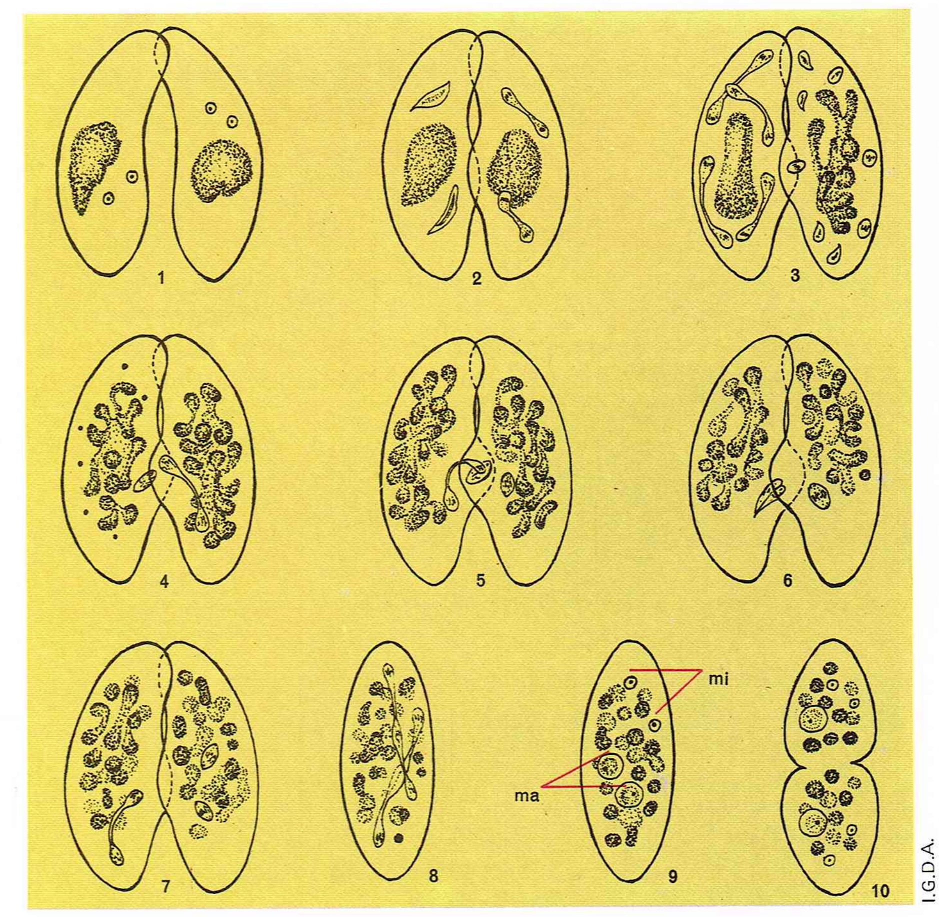


famille des Adéléidés (Coccidies) pratiquent ce mode de sexualité. Elle est particulièrement classique dans le cas des Eugrégarines et décrite dans tous les manuels. Rappelons brièvement que les gamontes s'apparient (syzygie), souvent en file. A un premier individu femelle ou *primite* se fixe un individu mâle ou *satellite*. Puis ils se déforment, deviennent hémisphériques, s'entourent d'une enveloppe commune et forment un *gamétokyste*.

Des divisions nucléaires multiples et synchrones surviennent et les noyaux qui en sont issus migrent à la périphérie de chaque gamonte. Ces noyaux entourés d'un peu de cytoplasme s'individualisent en autant de gamètes mâles et femelles souvent identiques (perlage des gamètes) puis se mêlent (mêlée sexuelle). Ils copulent deux à deux en donnant un zygote ou copula qui s'isole à son tour sous une coque épaisse (ookyste). La première division du zygote est réductionnelle et deux mitoses engendrent huit spores vermiformes ou *sporozoïtes* (stade infestant).

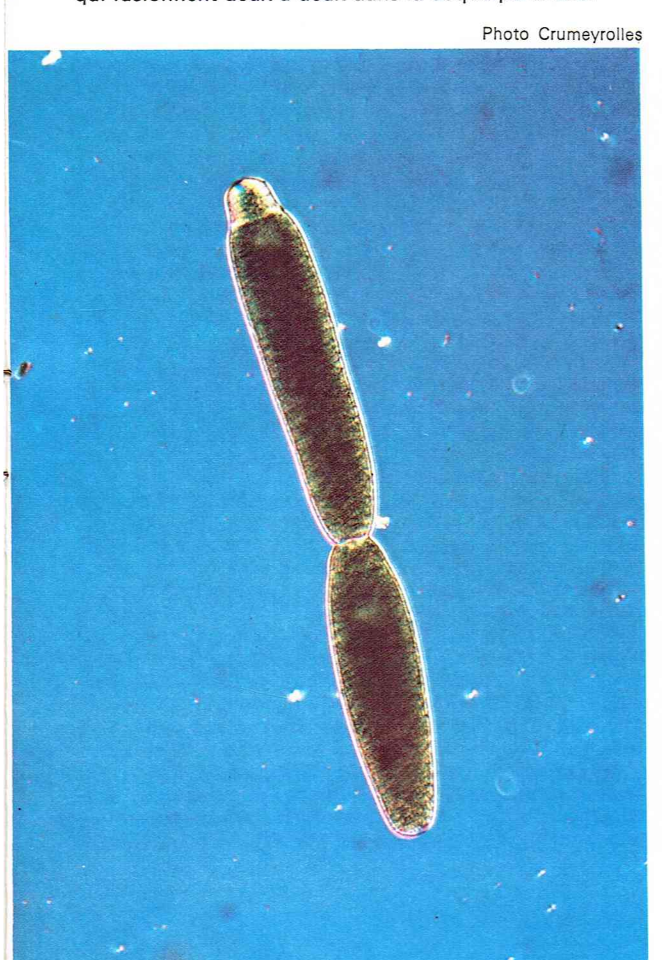
Au lieu de former des gamètes, les gamontes peuvent se borner à élaborer (par méiose) chacun une paire de noyaux haploïdes ou *pronuclei* dont l'un, se comportant comme un gamète mâle (mais sans en avoir l'autonomie), sera échangé avec le partenaire : c'est le processus original de la *conjugaison*. Chaque noyau migrateur fusionne avec le pronucleus femelle stationnaire et il se forme par gamonte un *syncaryon* qui sera à l'origine des nouveaux appareils nucléaires, tant micronuclei que macronuclei. Dans la plupart des cas les gamontes sont identiques *(isogamontie)*, et ils reprennent leur indépendance à la fin du phénomène d'échange nucléaire. Par contre dans le cas de Ciliés fixés (Péritriches, quelques Acinétiens) il y a une grande différence de taille entre les partenaires : l'un reste fixe, le *macrogamonte*, tandis que l'autre, plus petit, ou *microgamonte*, est mobile. Comme dans la conjugaison il y a formation de pronuclei, mais le petit partenaire est absorbé et il ne se forme qu'un seul syncaryon pour deux gamontes. Enfin la gamontogamie peut avoir lieu par la *fusion* de partenaires identiques (*Notila*, Hypermastigines) qui fusionnent, réduisent leur noyau en quatre pronuclei qui copulent deux à deux.

L'autogamie est la manifestation de la sexualité par un seul individu. Les Ciliés en fournissent de bons exemples (*Paramecium aurelia, Euplotes minuta*, etc.). Pendant que d'autres individus conjuguent, l'autogamonte présente les mêmes phénomènes nucléaires, engendre deux pronuclei, mais ceux-ci fusionnent aussitôt. Il est vraisemblable qu'un certain rajeunissement génique s'ensuit car dans certains cas c'est le seul phénomène connu ; *Paramecium polycaryum* par exemple ne montre jamais de conjugaison bi-parentale. Les Foraminifères *(Rotatiella)* fournissent aussi un exemple remarquable d'autogamie ; il y a formation de gamètes qui fusionnent deux à deux dans la coque parentale.

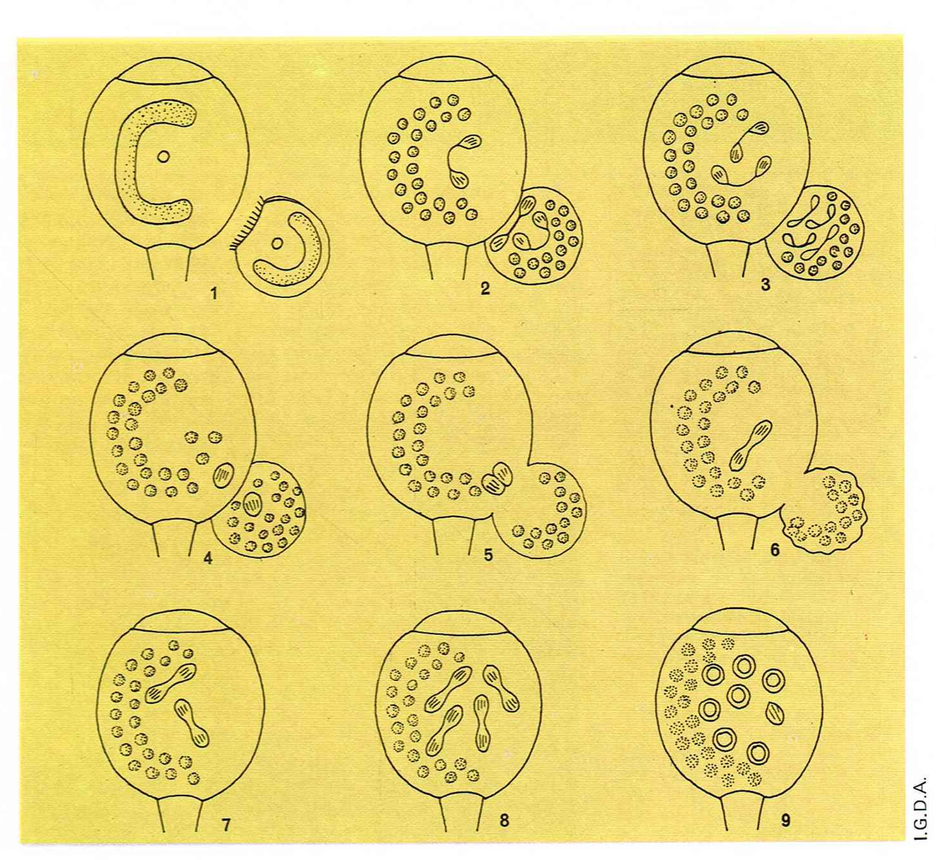


▲ ***Stades successifs de la conjugaison avec isogamontie chez* Paramecium aurelia *; Ma, macronuclei ; mi, micronuclei.***

Photo Crumeyrolles

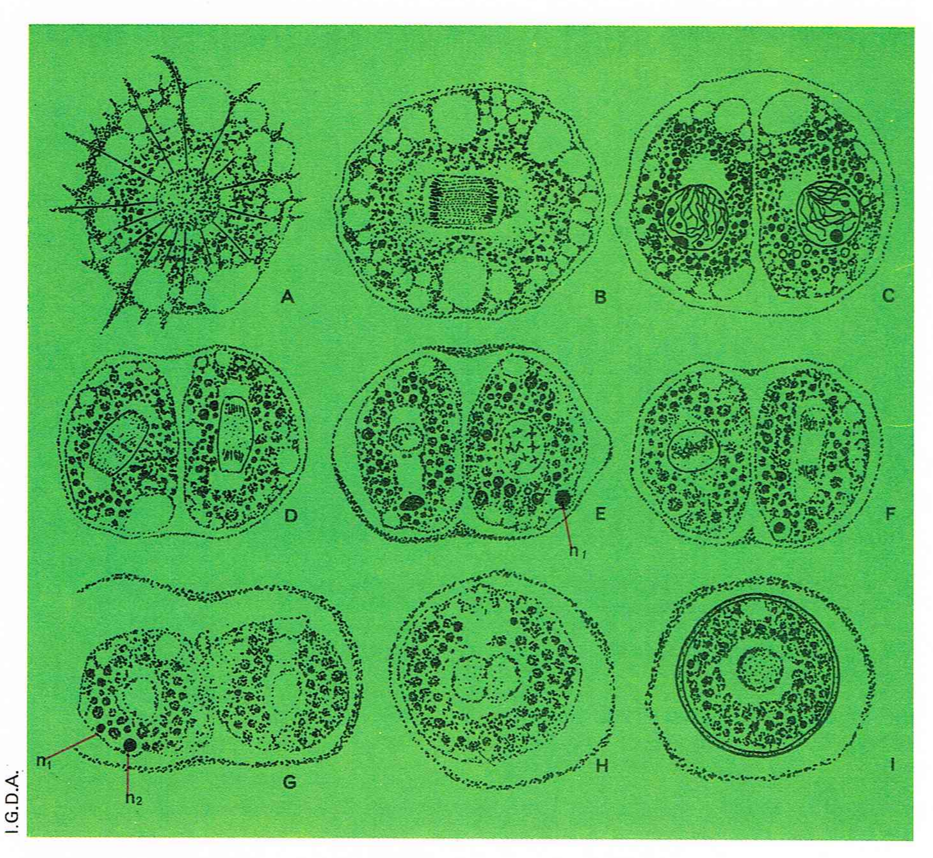


▼ ***Phénomène de reproduction sexuée avec anisogamontie chez un Péritriche.***



▶ *Reproduction sexuée par autogamie chez* Paramecium aurelia. *Chez un même individu il y a formation de deux pronuclei qui vont fusionner.*

I.G.D.A.



▲ *Autogamie chez* Actinophrys sol, *un Héliozoaire. A, individu résorbant ses axopodes; B, division donnant naissance à deux gamontes (C); D-F divisions méiotiques asynchrones donnant des gamontes ♂ et ♀ à n chromosomes; G-H, fusion plasmique et nucléaire; I, zygote enkysté; n 1 et n 2, noyaux pycnotiques.*

Enfin l'exemple le plus souvent cité est celui des Héliozoaires et en particulier d'*Actinophrys sol*. Le trophozoïte résorbe ses axopodes (filaments rigides), s'isole sous une fine pellicule et se divise une première fois. Les deux gamontes ainsi formés subissent une méiose en deux divisions asynchrones et le premier réduit, considéré comme mâle, émet un pseudopode vers son partenaire, y pénètre et procède à la fusion plasmique puis nucléaire; il y a à nouveau 2 *n* chromosomes. Le zygote élabore une paroi protectrice et sous cette forme kystique attend des conditions plus favorables. *Actinosphaerium* poursuit une autogamie aux modalités analogues mais quelque peu compliquée par le grand nombre de noyaux.

Il est particulièrement intéressant de remarquer que dans ces cas d'autogamie les processus sexuels ne multiplient pas le nombre d'individus : un *Actinophrys* ne redonne qu'un individu, mais il est vraisemblablement très différent sur le plan génétique. Il faut souligner enfin que de très nombreuses espèces ne subissent pas les phénomènes de reproduction sexuée; chez de nombreux Flagellés ou Rhizopodes élevés depuis longtemps en laboratoire, aucun indice ne permet d'en suspecter l'existence.

Locomotion

La motilité est une propriété universelle du protoplasme, trahie par les incessants courants cytoplasmiques intracellulaires que la cinématographie accélérée montre de façon spectaculaire. Mais elle devient directement perceptible lorsqu'elle entraîne le déplacement de l'Animal, que ce soit par glissement, reptation ou nage. Le glissement en bloc des Grégarines est remarquable et serait dû aux ondulations coordonnées des innombrables et minuscules replis de la membrane cellulaire.

Des expansions cytoplasmiques temporaires, les *pseudopodes*, assurent classiquement le déplacement des Rhizopodes *sensu lato* et de quelques Flagellés. En fait il y a de nombreuses façons de se déplacer avec des pseudopodes; la plus connue est celle de l'amibe protée *(Chaos diffluens)* qui émet de nombreux pseudopodes tubulaires dont un seul assurera la direction définitive du Protozoaire (dès que le noyau s'y engage), alors que les autres se résorbent, et ainsi de suite. Mais ce n'est pas le seul moyen; de petites Amibes dites « limax » et de grands plasmodes du genre *Pelomyxa* progressent en bloc; un seul courant cytoplasmique, précédé ou non d'une cape hyaloplasmique antérieure, jaillit « en fontaine » selon l'axe de symétrie : ces espèces sont dites *monopodiales*. *Chaos* peut prendre temporairement cette allure en cas de déplacement rapide et polarisé. De petites Amibes nues *(Thecamoeba)* progressent par un roulement « en chenillette » de leur cytoplasme périphérique. D'autres se hâlent grâce à de courts pseudopodes ressemblant à des béquilles adhérant au substrat *(Pontifex)*. Sous cette foison de types les plus divers on peut remarquer qu'il y a presque toujours une dualité morphologique sous-jacente entre un cytoplasme fluide *(plasmasol)* axial, et un plasma plus dense, plus ferme, comme gélifié à la périphérie *(plasmagel)*. Cela est peut-être dû au choix du matériel, la plupart des sujets d'étude montrent des pseudopodes du type lobé *(lobopodes)*, mais il en existe bien d'autres catégories. Les Rhizopodes *Filosia* possèdent des pseudopodes acuminés *(filopodes)*, les Foraminifères des pseudopodes granuleux et réticulés; tous les intermédiaires peuvent être observés. Bien des théories ont été échafaudées pour en expliciter les modalités et en rechercher le « moteur ». On a ainsi incriminé des processus purement physiques de tension superficielle ou de thixotropie, puis le changement cyclique et réversible des états physiques du cytoplasme (gel-sol), le renouvellement continu de la membrane cytoplasmique, des modifications localisées de la disposition des molécules à son niveau, etc. Plus récemment on a suspecté l'intervention de processus de contractilité; celle-ci serait soit *passive*, la partie postérieure, en se contractant globalement, augmenterait la pression interne induisant l'extrusion de pseudopodes dans la région antérieure, soit *active* (microfibrilles ?), assurant la formation et surtout le retrait, souvent brutal, d'un pseudopode après une agression. Comme toujours en pareil cas il est vraisemblable que chaque hypothèse comporte une partie de vérité, cependant l'action nette de l'A.T.P. est en faveur de la théorie contractile qui suggère une analogie avec les processus de la contraction musculaire. L'observation du déplacement de Protozoaires particulièrement agiles renforce cette idée : tel est le cas des Difflugies qui se hâlent sur des pseudopodes hyalins (dépourvus d'endoplasme différencié) et capables de contractions brutales sous l'effet d'un choc ou de la lumière vive; citons également *Hyalosphenia papilio*, des tourbières à sphaignes, dont l'agilité extraordinaire lui a valu d'être comparé à un papillon. C'est certainement la théorie la plus féconde, mais il reste à l'étayer pour sortir de l'impasse actuelle où il s'agit plus de conviction des auteurs que de certitude scientifique (Wohlfarth-Bottermann, août 1973).

Flagelles et cils sont les organites essentiels de la nage, parfois aidée par la forme du corps, tant par son profil hydrodynamique que par une déformation hélicoïdale permettant au Protozoaire de se déplacer dans le milieu. Ils assurent la mobilité de nombreux Protistes ou de leurs gamètes. Privés de microtubules centraux, ils deviennent inefficaces; il semble cependant que ce soit le glissement réciproque des tubules périphériques, et non leur contraction, qui assure les ondulations coordonnées et locomotrices (l'activité d'une enzyme transformant l'A.T.P. en A.D.P. en libérant de l'énergie a été montrée à ce niveau). Une membrane ondulante n'est qu'un flagelle extracellulaire, associé lâchement mais spécifiquement à la membrane cellulaire et pourvu d'un paquet de fibrilles latérales, à disposition longitudinale. Très rarement en position postérieure *(Ceratium)*, ils tirent plus générale-

ment la cellule (tractelle) par la force résultante d'un mouvement sinusoïdal ou hélicoïdal dont l'analyse est complexe.

Les cils, plus courts que les flagelles, procèdent de façon analogue. Ils sont souvent remarquablement coordonnés (ce qui compense leur petitesse) et battent en vagues synchrones.

Alimentation

L'alimentation des Protozoaires se fait de différentes façons. Ils sont souvent rendus en partie autotrophes *(holophytiques)* en hébergeant dans leur cytoplasme des organismes chlorophylliens supposés symbiontiques. Ce sont des Algues bleues *(Paulinella, Testaceofilosa)*, des Chlorelles (*Paramecium bursaria* et de très nombreux autres genres) ou des Xanthelles (Radiolaires, Acanthaires). Mais la nature précise et l'importance des échanges sont très mal connus. Les Protozoaires sont donc avant tout des hétérotrophes mais leurs besoins exacts en matières organiques sont rarement connus; seules quelques espèces sont cultivées en milieu *axénique*, c'est-à-dire dans un milieu de composition chimique synthétique parfaitement connue et dépourvu de tout organisme-proie.

La prise de petites molécules se fait par diffusion passive ou le plus souvent active (grâce à des perméases). La prise de grosses molécules ou de micelles colloïdales recourt au processus de pinocytose, invagination d'une microvésicule (0,2 μ à 0,001 μ) qui entraîne une micro-gouttelette du milieu au sein du Protozoaire. C'est le mode alimentaire exclusif des espèces dites osmotrophes (saprozoïques).

Enfin la prise de grosses particules ou d'organisme-proie (Bactéries ou autres Protistes) recourt au processus de la *phagocytose*, à l'aide de dispositifs divers. Temporaires, ce seront par exemple les pseudopodes des Rhizopodes, des grands Flagellés mangeurs de bois, etc. Une nappe cytoplasmique déprimée en son centre enveloppe la proie convoitée (chimiotactisme) qui se trouve rapidement enfermée dans une vacuole digestive ou *gastriole* et emportée dans le cytoplasme. Les proies d'un Actinopode adhèrent à un axopode et sont portées, activement, à la surface de la cellule puis recouvertes d'une nappe cytoplasmique; les modalités en sont très variables. On peut rattacher à la phagocytose la prise alimentaire des Acinétiens qui, à l'aide de tentacules creux, sucent le contenu de leurs proies. Permanents, il s'agit surtout des structures buccales des Ciliés; elles sont complexes, et leur disposition, leur topographie et leur infrastructure servent de critères taxonomiques.

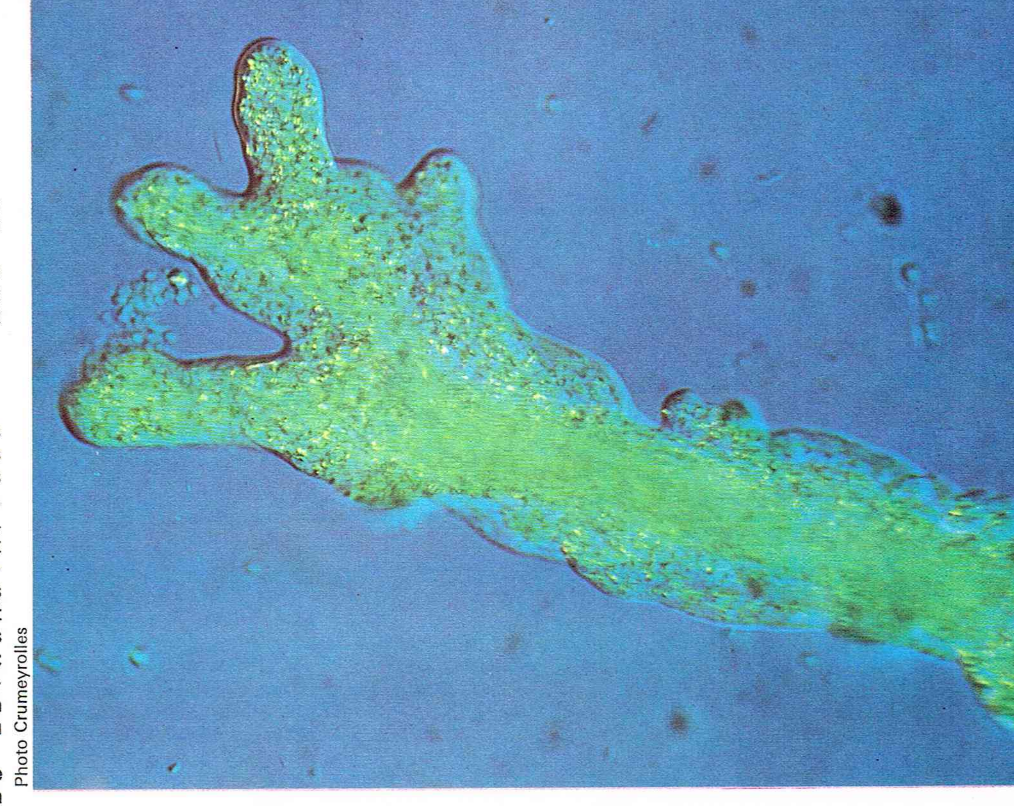
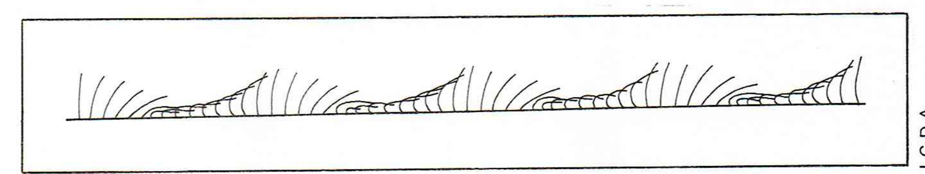
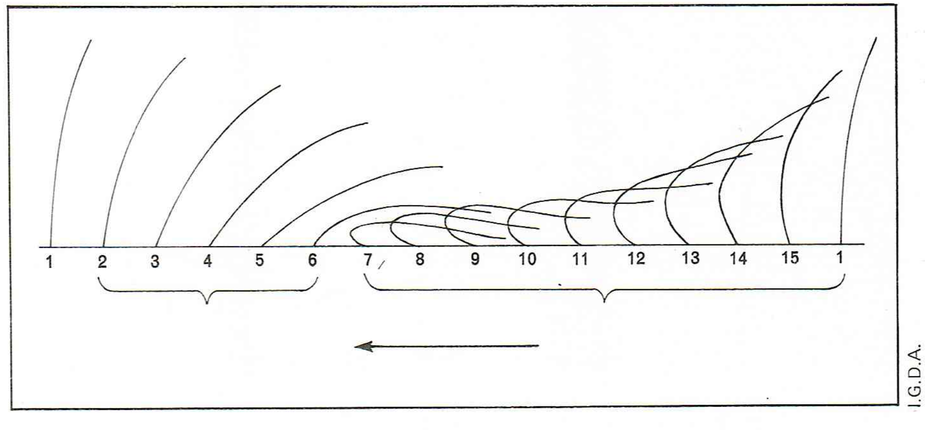


Photo Crumeyrolles



I.G.D.A.



I.G.D.A.

▲ *En haut :*
Chaos diffluens,
l'amibe protée au cours de la locomotion (400 μ). Plusieurs pseudopodes sont élaborés simultanément, l'un d'entre eux marquera la nouvelle direction du corps pendant que les autres se résorberont. Noter la visualisation du courant endoplasmique grâce à la pose prolongée (5 secondes) **[in vivo ; *contraste interférentiel*].**
Les cils (au milieu et en bas), organes de locomotion, battent en vagues synchrones; la flèche indique le sens du déplacement.

SYSTÉMATIQUE

Les Protozoaires constituent un très vaste groupe de plus de trente mille espèces, dont notre connaissance est encore à bien des égards fragmentaire; l'embranchement unique des Protozoaires est de systématique très délicate. Nous nous en tiendrons, dans toute la mesure du possible, à la classification proposée par Honigberg et ses dix Collaborateurs (1964). Le niveau et le nombre des coupures systématiques ne sont pas les mêmes d'un Auteur à l'autre.

Pour ce qui est des grandes césures, l'accord semble cependant exister pour distinguer quatre sous-embranchements : les Rhizoflagellés *(Sarcomastigophora)*, les Sporozoaires *(Sporozoa)*, les Ciliés *(Ciliophora)* et les Cnidosporidies *(Cnidospora)*.

SARCOMASTIGOPHORA

Ce sont les Protozoaires susceptibles de se déplacer soit à l'aide de flagelles, soit grâce à des pseudopodes. Sur ce simple critère il semblerait aisé de les distinguer, mais en fait la démarcation entre ces deux manières d'être est des plus délicates. S'il est vrai qu'un Phytoflagellé devenant amiboïde *(Rhyzochrisis)* conserve le chimisme de son groupe originel (Chrysomonadines), ce que l'on oublie bien souvent, il subsiste un groupe charnière, très hétérogène et certainement polyphylétique, d'êtres se présentant tantôt sous l'aspect de Flagellés, à un, deux ou quatre flagelles, tantôt sous l'aspect d'Amibes nues rampant sur le substrat. Réunis dans l'ordre des Rhizomastigines et rattachés tantôt aux

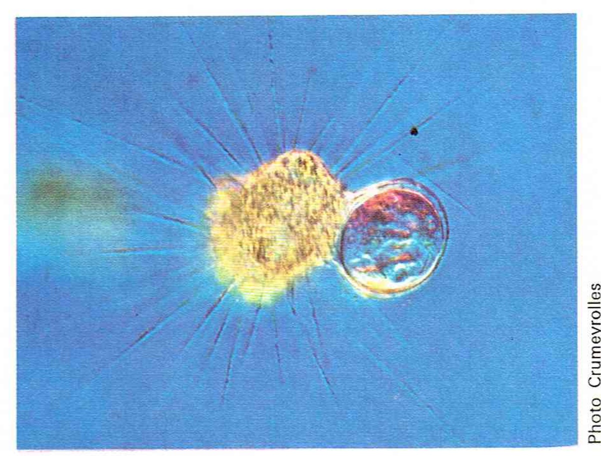


Photo Crumeyrolles

◀ ***Envacuolement d'une proie volumineuse*** **(Vorticella)** ***par un Héliozoaire*** **(Actinophrys). [*70 μ*] (in vivo ; *contraste interférentiel*).**

EMBRANCHEMENT DES PROTOZOAIRES

Tableau systématique simplifié (suppression des sous-ordres) d'après Honigberg et Coll. 1964

Sous-E.	*Sup.-Cl.*	*Cl.*	*Sous-Cl.*	*Ordres*	*Exemples*
Sarcomastigophora	Mastigophora	Phytomastigophorea		Chrysomonadida	*Mallomonas*
				Silicoflagellida	
				Coccolithophorida	
				Heterochlorida	
				Cryptomonadida	*Cryptomonas*
				Dinoflagellida	*Ceratium*
				Ebriida	
				Euglenida	*Phacus*
				Chloromonadida	
		Zoomastigophorea		Volvocida	*Volvox*
				Choanoflagellida	
				Bicosoecida	
				Rhizomastigida	*Mastigamoeba*
				Kinetoplastida	*Bodo, Trypanosoma*
				Retortomonadida	
				Diplomonadida	*Giardia*
				Oxymonadida	
				Trichomonadida	*Trichomonas*
				Hypermastigida	*Trichonympha*
	Opalinata			Opalinida	*Opalina, Cepedea*
	Sarcodina	Rhizopodea	Lobosia	Amoebida	*Amoeba, Pelomyxa*
				Arcellinida	*Arcella, Difflugia*
			Filosia	Aconchulinida	
				Gromiida	
			Granuloreticulosia	Athalamida	
				Foraminiferida	*Iridia*
				Xenophyophorida	
			Mycetozoia	Acrasida	
				Eumycetozoida	
				Plasmodiophorida	
			Labyrinthulia	Labyrinthulida	
		Piroplasmea		Piroplasmida	
		Actinopodea	Radiolaria	Porulosida	
				Oculosida	
			Acantharia	Acanthometrida	*Acanthometra*
				Acanthophractida	
			Heliozoia	Actinophryida	*Actinophrys*
				Centrohelida	*Acanthocystis*
				Desmothoracida	*Clathrulina*
			Proteomyxidia	Proteomyxida	
Sporozoa		Telosporea	Gregarinia	Archigregarinida	
				Eugregarinida	*Gregarina*
				Neogregarinida	
			Coccidia	Protococcidia	
				Eucoccidia	
		Toxoplasmea		Toxoplasmida	
		Haplosporea		Haplosporida	
Ciliophora		Ciliatea	Holotrichia	Gymnostomatida	*Coleps, Chilodon*
				Trichostomatida	*Isotricha*
				Chonotrichida	*Lobochona*
				Apostomatida	
				Astomatida	*Anoplophrya*
				Hymenostomatida	*Paramecium*
				Thigmotrichida	
			Peritrichia	Peritrichida	*Epistylis*
				Suctorida	*Prodiscophrya*
			Spirotrichia	Heterotrichida	*Stentor*
				Oligotrichida	
				Tintinnida	
				Entodiniomorphida	
				Odontostomatida	
				Hypotrichida	*Stylonychia*
Cnidospora		Microsporidea		Helicosporida	
				Microsporida	
		Myxosporidea		Myxosporida	
				Actinomyxida	

Rhizopodes (Grassé 1953, Jepps 1956), tantôt aux Flagellés par convenance didactique, ces Protozoaires justifieraient à eux seuls le rapprochement des Flagellés *(Mastigophora)* et des Protozoaires à pseudopodes *(Sarcodina)*. Par ailleurs, les grands Flagellés mangeurs de bois montrent une zone à potentialités rhizopodiales élevées (phagocytose); enfin, nous verrons que d'autres critères, d'ordre plus cytologique, peuvent inciter à des transferts suivant les progrès de nos connaissances.

• MASTIGOPHORA

Ces Protozoaires ont au cours de leur vie végétative un ou plusieurs flagelles, issus de blépharoplastes (cinétosomes) souvent reliés à un appareil dit parabasal (dictyosomes) très développé. Les caryocinèses sont de types divers, mais la plasmotomie est longitudinale. Selon la présence ou l'absence de pigments photosynthétiques, ils sont séparés en deux grandes classes : les Phytoflagellés *(Phytomastigophorea)* et les Zooflagellés *(Zoomastigophorea)*, que nous étudierons ici.

ZOOMASTIGOPHOREA

Ce sont les Zooflagellés fondamentalement dépourvus de tout pigment assimilateur, et limités par une membrane plasmatique mince. Libres ou parasites, ils présentent parfois une sexualité et s'alimentent soit par osmotrophie, soit par phagocytose. L'appareil de Golgi est souvent hypertrophié et le cytoplasme comprend les organites habituels des cellules vivantes, bien que les mitochondries disparaissent souvent (anaérobiose). Le déplacement se fait à l'aide de flagelles, soit par mouvement sinusoïdal ou hélicoïdal régulier, soit par le battement rythmique des flagelles associés en pinceaux. L'un des flagelles est parfois associé à la membrane cellulaire de façon lâche en une membrane ondulante.

Chaque cellule uninucléée est typiquement dotée d'un flagelle issu d'un cinétosome lui-même flanqué d'un parabasal, et armée d'un axostyle; l'ensemble de ces structures associées à un flagelle constitue une cinétide. Elle peut être incomplète, axostyle et parabasal manquant souvent, et même le flagelle peut faire défaut; elle est alors réduite à sa plus simple expression : un cinétosome. Inversement, chaque élément peut se présenter en plusieurs exemplaires.

Des considérations cytologiques diverses inclinent à faire tronçonner ce groupe en trois : les Protomonadines *(Protomonadina)*, les Métamonadines *(Metamonadina)*, les Opalines *(Opalinata)*.

Protomonadina

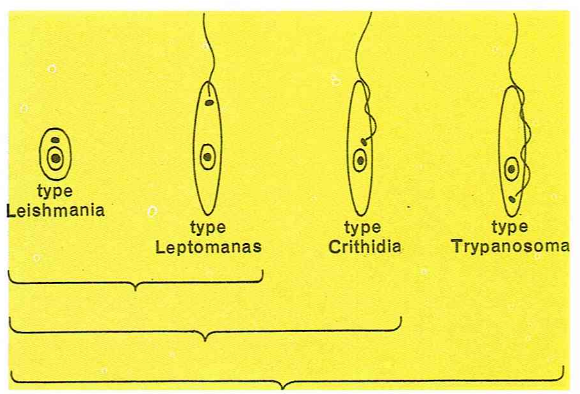
Il s'agit de Zooflagellés de petite taille, dotés d'un ou de deux flagelles, sans axostyle, et au parabasal inconstant. Dans ce groupe, les mitoses sont variées et mal connues. La microscopie électronique a révélé une couche de fibrilles longitudinales sous-pelliculaires. Nous n'étudierons que l'ordre des *Kinetoplastida*.

Ordre des Kinetoplastida

Ces Protozoaires sont caractérisés par la possession d'un organite très particulier, le *kinetonucleus* (cinétoplaste), renfermant de l'A.D.N. et élaborant du glycogène, mais dont l'ultrastructure rappelle celle d'une mitochondrie. Il est situé à la base des flagelles, contre les cinétosomes, et avait été confondu soit avec un parabasal, soit avec un second noyau; il se divise en effet par étirement lors de la caryocinèse.

Cryptobia, osmotrophe, est parasite du réceptacle séminal de divers Gastéropodes Pulmonés *(Helix)*.

Les Trypanosomides sont parasites d'Animaux ou de Végétaux. Particulièrement polymorphes, ils peuvent présenter, au cours de leur cycle, plusieurs types morphologiques parmi les quatre suivants que l'on distingue par la forme générale et selon que le cinétosome est postérieur, *Trypanosoma*, médian, *Crithidia*, antérieur, *Leptomonas*, ou endocellulaire et sans flagelle libre, *Leishmania*. Le genre *Trypanosoma* peut se présenter sous les quatre formes tandis que *Crithidia* ne prend jamais l'allure d'un *Trypanosoma*. Enfin, *Leptomonas* et *Leishmania* alternent.



I.G.D.A.

◄ *Le polymorphisme est très développé chez les Trypanosomides qui peuvent présenter un ou plusieurs types caractérisés par la forme de l'individu et surtout par la position du cinétosome.*

Trypanosoma, agent de la maladie du sommeil en Afrique, est un parasite redouté. Élancé (15 à 30 μ sur 3 μ), il est doté d'un seul flagelle inséré dans la zone postérieure du corps et qui, infléchi vers l'avant, adhère à la membrane plasmique (membrane ondulante) puis se termine librement en avant. Il colonise le sang, la lymphe, où il se reproduit par division longitudinale. La sexualité n'est pas connue avec certitude.

Si une mouche tsé-tsé *(Glossina palpalis)* pique un sommeilleux, elle pompe le sang et ingère les Protozoaires, lesquels ne sont pas digérés et se multiplient dans l'intestin moyen en devenant très grêles et de morphologie différente, analogue au genre *Crithidia*. Ils gagnent alors les glandes salivaires, s'y retransforment en trypanosomes (métatrypanosomes) et, lors d'une piqûre à un homme sain, sont entraînés par la salive et injectés dans la circulation. L'évolution dans la glossine est très lente et demande de un à deux ans alors que l'incubation dans l'organisme humain est de l'ordre de quinze jours dans les ganglions lymphatiques, à la suite de quoi ils gagnent la lymphe, le sang et le liquide céphalo-rachidien. C'est alors qu'apparaissent les troubles nerveux caractéristiques. Non traitée, cette maladie est mortelle en quelques années.

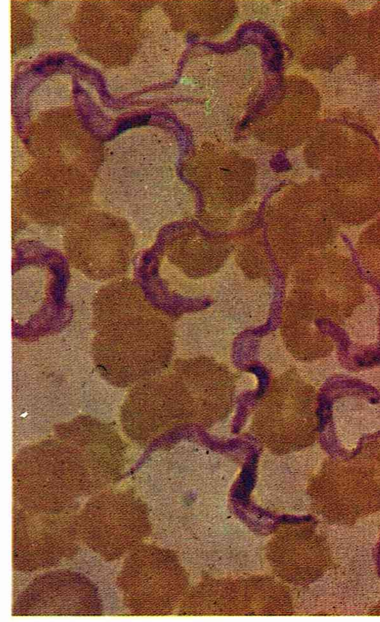
En Amérique du Sud, *Schizotrypanosoma cruzi* est l'agent de la maladie de Chagaz, transmise à l'homme par les excréments de punaises Réduvides *(Rhodnius)*.

De nombreuses autres espèces parasitent divers Mammifères selon le même cycle; cependant, *Trypanosoma equiperdum* est monoxène (un seul hôte au cours du cycle complet) et se transmet au cours du coït.

Crithidia est parasite d'Insectes piqueurs et se reconnaît à la position de son blépharoplaste juxtanucléaire. La membrane ondulante est rudimentaire.

Les *Leptomonas* sont parasites d'Invertébrés (Nématodes, Rotifères, Insectes, Mollusques), de Reptiles et de Végétaux (Euphorbes, Asclépiadacées, ficus, caféiers) où ces Protozoaires sont aussi inoculés par des Insectes piqueurs.

Les *Leishmania* sont des parasites endocellulaires des Mammifères et de quelques Reptiles; évoluant dans l'intestin de l'Insecte vecteur sous forme *Leptomonas*, ils s'y multiplient, gagnent la région buccale et sont réinoculés à la piqûre. *Leishmania donovani*, transmis par un petit Diptère (phlébotome), colonise, sous la forme *Leishmania* sans flagelle, les cellules du système réticulo-endothélial (foie, rate, ganglions, etc., et les leucocytes) et provoque une grave maladie, presque toujours mortelle si elle n'est pas traitée, le kala azar. *Leishmania tropica* est l'agent du bouton d'Orient, ulcération cutanée limitée, mais laissant des cicatrices sévères.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ **Trypanosoma gambiense**, *Protozoaire responsable de la maladie du sommeil, se développe dans le sang ou la lymphe de l'homme; il est transmis par la piqûre de l'Insecte* **Glossina palpalis**, *connu sous le nom de mouche tsé-tsé (× 1 000 × 1,5; frottis sanguin coloré).*

Metamonadina

Ce sont des Zooflagellés de taille généralement grande (jusqu'à 200 μ) munis de plus de trois flagelles (3 à *n*) et presque toujours pourvus d'un axostyle. La mitose est en général à fuseau extranucléaire. L'appareil parabasal est bien développé. Ces Protozoaires sont souvent parasites ou symbiotes.

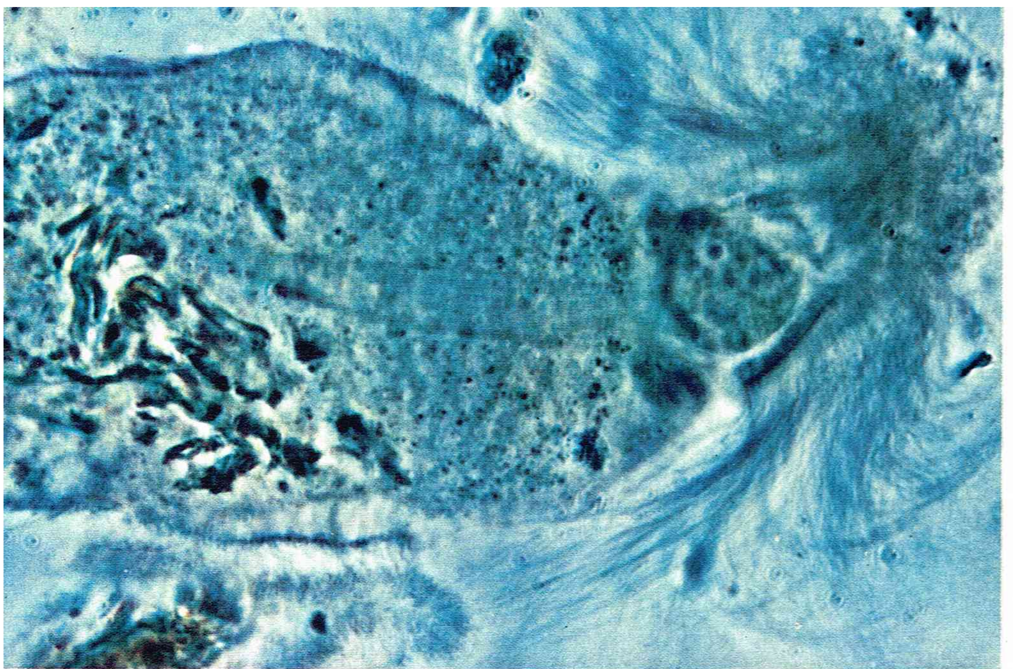
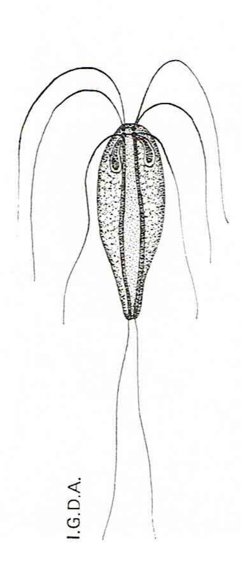


Photo Crumeyrolles

▲ **Joenia annectens,** *une Hypermastigine de 150 µ, montre de nombreux flagelles implantés dans la région antérieure : au centre de ce capuchon flagellaire se trouve le noyau, doté d'un nucléole et logé dans un élargissement cupuliforme de l'axostyle lui-même entouré des parabasaux (Golgi) puis d'un nuage de Bactéries symbiotes. La zone postérieure, envahie de bois en cours de digestion, est garnie d'une vêture schizophytique de Bactéries et de Spirochètes implantés sur la membrane. (Contraste de phase.)*

▼ *Chez* **Octomitus intestinalis** *comme chez tous les Diplozoaires, les organites sont en double et situés d'une façon symétrique (× 1 400 environ).*



Ordre des Trichomonadida

Ces Zooflagellés sont dotés de trois à six flagelles, dont l'un, dirigé vers l'arrière, est souvent adhérent au corps (membrane ondulante). Leur parabasal est volumineux et ils présentent un axostyle. Le fuseau est extranucléaire.

Trichomonas vaginalis est parasite des voies génitales de la femme, de l'urètre et de la prostate de l'homme (transmission vénérienne). C'est un petit Flagellé (13 µ) pourvu de quatre flagelles antérieurs et d'un postérieur (membrane ondulante) sous-tendu par une côte fibrillaire intracytoplasmique. Le noyau interphasique présente des chromosomes spiralés et la mitose qui s'ensuit est à fuseau extranucléaire. L'axostyle, élastique, dépasse le corps dans la zone postérieure. Il disparaît au cours de la cinèse mais se reforme dans chaque cellule fille par induction de la zone juxta-blépharoplastique.

Ordre des Pyrsonymphida

Pyrsonympha (200 µ) est une grande Métamonadine symbiote du termite de Saintonge et du midi de la France *(Reticulitermes lucifugus)*, de forme cylindrique, devenant piriforme pour les individus de grande taille. La partie antérieure est occupée par un organe de fixation permettant l'ancrage à l'épithélium de la panse rectale de l'Insecte. Le noyau, antérieur dans les formes jeunes, devient central puis postérieur chez les grands individus et montre à la mitose un fuseau intranucléaire. Quatre à huit flagelles (formes de prédivision) insérés antérieurement s'enroulent autour du corps en une spirale sénestre et y adhèrent tout comme une membrane ondulante. Ils sont libres uniquement à la partie postérieure du corps. Le cytoplasme, envahi de particules de bois, ne permet que difficilement l'observation d'un axostyle flexible.

Ordre des Hypermastigida

Joenia est un Flagellé de grande taille (plus de 100 µ), le seul de cette dimension dans la panse rectale du termite de la vigne *(Calotermes flavicollis)*. Le pôle antérieur porte plusieurs centaines de flagelles battant synchroniquement « en coups de hache ». Le pôle postérieur, théoriquement nu, est revêtu d'une garniture de Schyzophytes (Bactéries et Spirochètes, voir Botanique, vol. I) adhérents à la membrane cellulaire. L'axe du corps est occupé par un axostyle unique, riche en glycogène. Il est dilaté en avant en une cupule dans laquelle est logé le noyau et sous laquelle sont disposés deux appareils parabasaux complexes « en régime de bananes » suspendus par deux lames parabasales à la zone apicale du Flagellé. Il existe un nuage de Bactéries symbiotes (hypersymbiotes) au centre de la cellule, disposées comme un manchon péri-axostylaire, et de nombreux fragments de bois. Les chromosomes sont toujours bien visibles, et la mitose, rare, très spectaculaire.

Trichonympha, également symbiote des termites *(Reticulitermes lucifugus)* ou de blattes *(Cryptocercus)*, est aussi un Flagellé de grande taille, ovoïde. La partie antérieure, plus pointue, constitue un rostre rendu mobile grâce à une « articulation cellulaire » ou cytarthrose. L'aire flagellaire, limitée au tiers antérieur, est divisée en deux zones : l'une, rostrale, est garnie de flagelles courts et perpendiculaires au corps (en moustaches) ; l'autre, postérieure, est pourvue de flagelles plus longs que le corps. Ils sont tous implantés au fond de sillons rayonnants. La zone postérieure, trophique, est dépourvue de flagelles. Le noyau, sensiblement central, est entouré d'une corbeille de cordons longitudinaux (parabasaux) suspendus à de fines fibrilles issues de la zone interne de l'aire flagellaire. Il n'y a pas d'axostyle. Les *Trichonympha* de la blatte américaine montrent une sexualité à bien des égards extraordinaire.

Ordre des Diplomonadida (Diplozoaires)

Généralement de petite taille (10 µ), ils possèdent la particularité suivante : tous les organites sont en double, symétriques par rapport à un axe longitudinal ou à un plan médian ; il y a huit flagelles, deux noyaux, etc. *Giardia* est parasite de l'intestin de Mammifères, dont l'homme, et *Octomitus intestinalis* de divers Rongeurs.

Opalinata

Parasites intestinaux (le plus souvent rectaux) de Vertébrés pœcilothermes, les Opalines sont recouvertes d'une ciliature uniforme et furent longtemps de ce fait classées parmi les Ciliés. L'existence d'un seul type de noyaux (de 2 à *n* semblables = homocaryotes) et leur mode de reproduction en font bien de véritables Flagellés. Elles ne possèdent pas de structures buccales, sont largement anaérobies et de grande taille (de 100 µ à plus d'1 mm). La reproduction est complexe et semble induite par celle de l'hôte. Dans le cas des Batraciens Anoures de nos régions, la multiplication est asexuée pendant toute l'année et il se forme ainsi des plasmodes, à plasmotomie longitudinale. Au printemps, quand les Batraciens vont à l'eau pour la ponte, les plasmotomies s'accélèrent, engendrant des éléments à peu de noyaux qui s'enkystent, sont rejetés dans l'eau et sont ingérés par les têtards d'une espèce adéquate ; le dékystement libère de petites Opalines qui reprennent une plasmotomie et deviennent uninucléées : ce sont les gamètes, microgamètes femelles et macrogamètes mâles (haploïdes ?), qui fusionnent et redonnent une Opaline (diploïde ?), qui se multiplie à nouveau de façon asexuée.

Considérons ensuite le « groupe charnière » entre Flagellés et Rhizopodes, bien évidemment polyphylétique. Les Protozoaires qui y sont relégués ont donc une phase amiboïde alternant avec une phase flagellée.

Rhizomastigida (Rhizomastigines)

Tetramitus (Vahlkampfiidae) est coprophile ; son cycle est connu et l'on a pu préciser les facteurs entraînant ses modifications cytologiques. Il passe du stade amibe au stade flagellé (quatre flagelles) quand la concentration saline diminue et que l'oxygénation est faible ; le processus inverse, qui demande deux heures environ, a lieu dans les circonstances opposées.

Naegleria (Vahlkampfiidae) montre un comportement identique, les deux flagelles apparaissent en une heure et demie pour 90 % des Amibes portées dans l'eau distillée. Longtemps considérée comme une petite (10 à 15 µ) Amibe inoffensive, des études récentes ont montré qu'elle était l'agent responsable d'une méningoencéphalite parfois rapidement mortelle (soixante-quinze cas recensés de façon certaine) décrite dans l'espèce humaine depuis 1965. La contamination se ferait par le bain en piscines chauffées et trop fréquentées, mais surtout par la consommation d'eau de réseau polluée et mal filtrée, prélevée dans des rivières contaminées. Il ne fait pas de doute que ces Protozoaires sont appelés à être l'objet d'études très approfondies.

Mastigamoeba (Mastigamoebidae) possède un très long flagelle implanté profondément, au contact du noyau qu'il déforme au cours de la progression.

Mastigella (Mastigamoebidae) vit en anaérobiose sur le fond de vases croupissantes, en symbiose bactérienne

(convergence possible avec le mode de vie des *Pelomyxa*) et possède un volumineux noyau central. Le corps est hérissé de dactylopodes hyalins ; le flagelle, profondément ancré dans le cytoplasme, ne semble guère pouvoir propulser le trophozoïte, mais paraît tâter curieusement le milieu environnant pendant la reptation. Au total, il s'agit d'un groupe de Protozoaires encore très mal connus, relativement rares, difficiles à séparer de la vase, encore plus difficiles à conserver au laboratoire.

• SARCODINA

Ce terme, peu usité en France, permet de désigner tous les Protozoaires pourvus de pseudopodes, quel qu'en soit le type. Ils peuvent être à même d'élaborer des flagelles, mais seulement pour de courtes phases de développement comme des gamètes, et jamais pour des stades végétatifs. La sexualité n'est pas constante. La reproduction asexuée se fait par divisions. Le corps est très souvent nu, parfois armé d'un squelette interne ou protégé par des enveloppes externes de natures très diverses. Ils sont presque tous libres.

RHIZOPODEA

Uni- ou plurinucléés, les stades « adultes » ou trophozoïtes se déplacent tous à l'aide de pseudopodes caractéristiques de chaque sous-division, lobés, acuminés ou réticulés. Ils s'alimentent par phagocytose. Le fait de « vivre avec des pseudopodes » ne constitue qu'un *habitus* qui ne doit pas nous abuser ; il n'implique bien évidemment aucune affinité zoologique réelle entre les genres qui y sont relégués du fait de l'évidente insuffisance de nos connaissances à leur égard. « Rien n'est plus difficile que de déterminer une Amibe » (Dangeard 1910), et « Pour les Amibes presque tout est encore à faire » (Pénard 1902) sont des affirmations toujours valables. Les définir et les reconnaître par leur seule forme est une gageure, aussi les descriptions uniques, les synonymies valables ou non, ou les diagnoses contradictoires foisonnent à leur égard dans la littérature spécialisée, ce qui rend leur étude encore plus rebutante. Aussi est-on de plus en plus contraint d'utiliser des critères cytologiques très fins (microscopie électronique), les modalités détaillées de la mitose, voire les propriétés antigéniques, afin de ne pas décrire ou utiliser des espèces sans espoir de les retrouver.

On distingue classiquement trois grands ensembles selon que les pseudopodes sont arrondis, lobés, *Lobosia ;* acuminés, simples ou branchus, *Filosia ;* ou granuleux et réticulés, *Granuloreticulosia*.

Sous-classe des Lobosia (Lobés)

Comme leur nom l'indique, ces Protozoaires ont des pseudopodes lobés, arrondis à leur extrémité, parfois digités, exceptionnellement anastomosés, qui sont constitués seulement d'ectoplasme (exolobopodes) ou pénétrés d'endoplasme (endolobopodes). Ils sont nus ou abrités dans une loge. Nous ne citerons que quelques espèces communes.

Ordre des Amoebida (Amibiens nus)

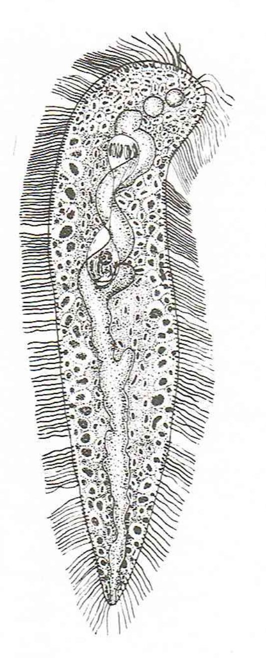
Les Amoebida ou Gymnamibiens sont des Rhizopodes nus, polymorphes ; ce sont les plus démunis de caractères morphologiques objectivement repérables. Une membrane fine, souvent doublée d'une couche de mucopolysaccharides, limite le corps. La taille est très variable (de 10 μ à plus de 3 mm). L'ectoplasme est hyalin, et tous les organites sont endoplasmiques. Ils peuvent être uni- ou plurinucléés et la mitose est souvent très difficile à observer (très rapide). Trois types de mitoses ont été décrits (en microscopie photonique) : la promitose marquée par une division du nucléole entre les deux cellules filles, la mésomitose dont les nucléoles disparaissent et sont reconstitués par la suite. La membrane nucléaire est toujours bien visible quel que soit le type de mitose (cryptomitose). Le troisième, ou métamitose, verrait sa membrane nucléaire s'effacer à la métaphase, mais cela est à confirmer en microscopie électronique. *Chaos diffluens (Amoeba proteus)* a montré en effet que la membrane, que l'on croyait disparue, s'amincissait, devenait indistincte en microscopie optique, mais subsistait cependant.

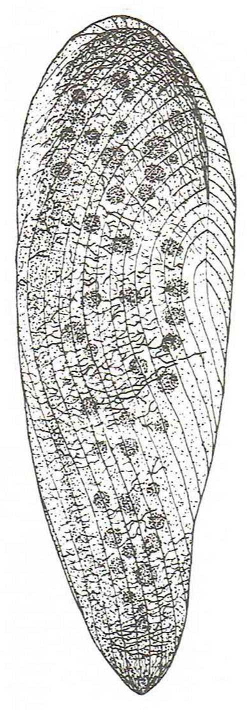
Chaos diffluens, fréquent dans les eaux douces, est une grande Amibe (500 μ) souvent branchue, parfois monopodiale lorsque son déplacement est rapide. Un seul noyau, lenticulaire, très colorable, montre cinq cents chromosomes environ à la mitose. Aucune sexualité n'a été établie. Le genre est caractérisé par la possession d'innombrables petits cristaux rhomboédriques (dérivés de l'urée). *Chaos* phagocyte activement d'autres Protozoaires (Ciliés) et des Algues. Une vacuole osmotique, souvent postérieure, apparaît dans le cytoplasme et est expulsée périodiquement.

Pelomyxa est un genre formé de grands plasmodes (2 à 3 mm) contenant jusqu'à mille noyaux et au cytoplasme intensément alvéolisé. Anaérobies, ils vivent au fond des eaux douces en symbiose avec deux espèces différentes de Bactéries, parfois agglutinées autour des noyaux ou des réserves de glycogène. Ils ne montrent ni appareil de Golgi ni mitochondries et se nourrissent d'Algues, de feuilles mortes, de kystes divers, voire de grains de sable dont ils doivent rechercher et digérer le revêtement bactérien. Ils élaborent de volumineux amas de glycogène et une grande quantité de gouttes lipidiques.

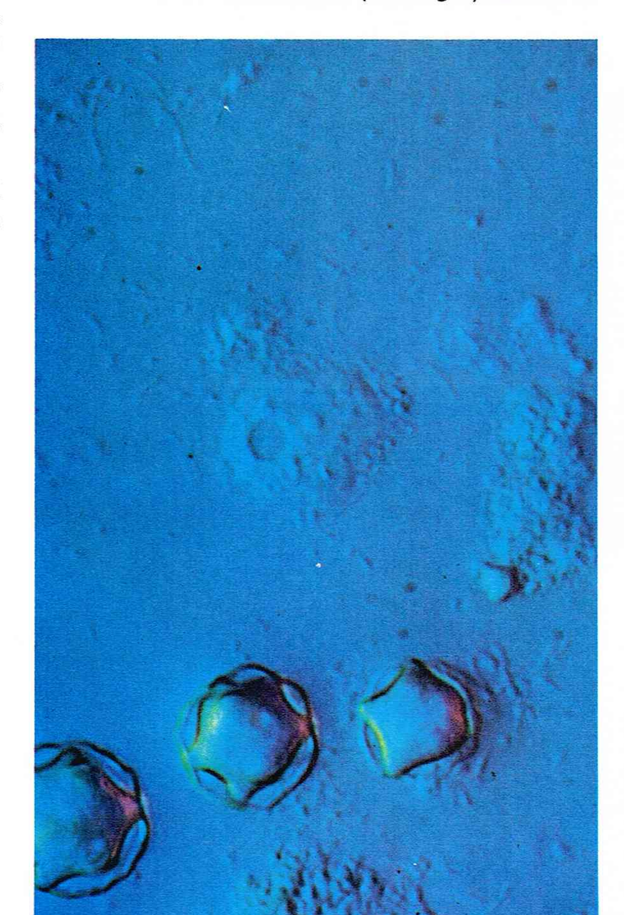
Acanthamoeba est une petite Amibe du sol, bactériophage, susceptible de former des kystes (intérêt taxonomique).

Entamoeba histolytica est responsable de l'amibiase humaine. Cette Amibe est ingérée sous formes de kystes qui contaminent l'eau, les légumes, et qui libèrent dans le tube digestif huit amœbules. Celles-ci peuvent soit grossir et devenir pathogènes en érodant la muqueuse intestinale, phagocytant les hématies, soit demeurer de petite taille (forme minuta) et être bactériophages et non pathogènes. La pathogénicité est induite par une série de facteurs : microflore, alimentation, maladie préexistante. L'amibiase se manifeste par des douleurs abdominales et surtout des diarrhées (crise aiguë). L'amibiase

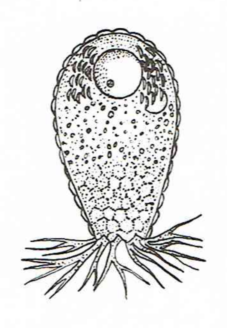

I.G.D.A.


I.G.D.A.

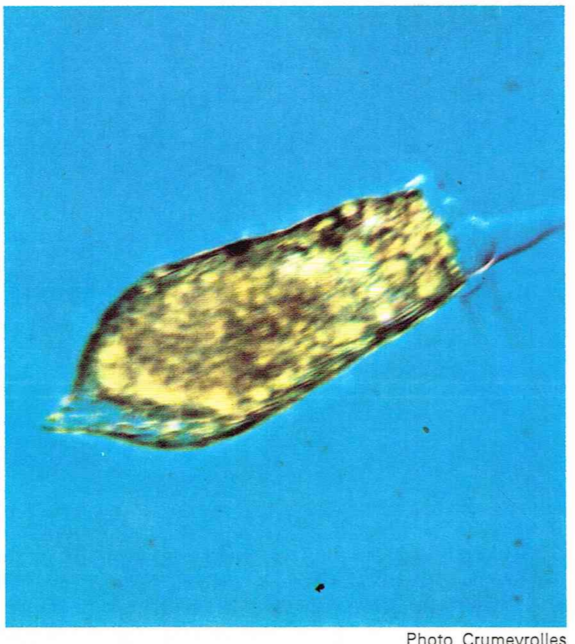
▲ *Deux représentants du groupe des Opalines : en haut,* Protoopalina intestinalis *(× 250 environ) En bas,* Cepedea dimidiata *(× 300 environ).*

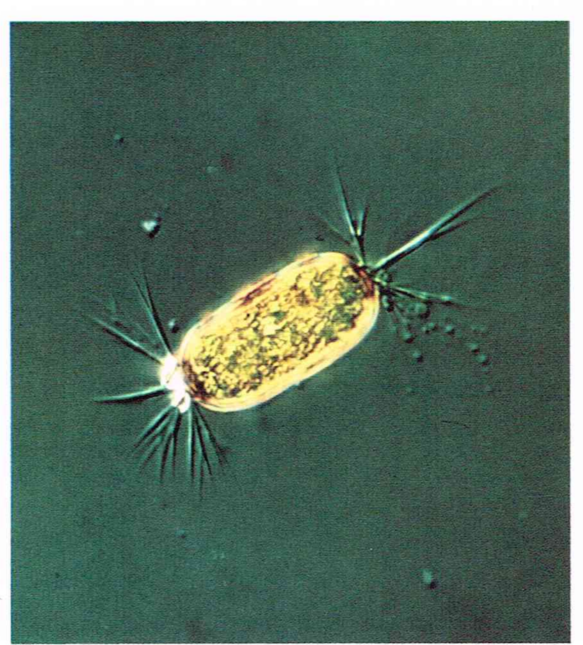

Photo Crumeyrolles

◀ Acanthamoeba *est une petite Amibe (50 μ) vivant dans le sol. Le trophozoïte montre un protocaryon typique et une vacuole osmotique. Les trois kystes, entourés d'une paroi étanche, se préparent à la déhiscence.* (In vivo ; *contraste interférentiel.*)


I.G.D.A.

▲ **Euglypha tuberculata**, *entouré d'une coque composée d'écailles siliceuses endogènes, émet ses pseudopodes acuminés par un pore ou pseudostome.*


Photo Crumeyrolles


Photo Crumeyrolles

▶ **Difflugia** *(à gauche) est le genre de Thécamibiens le plus fréquent dans toutes les mares permanentes (150 µ). Chez* **Ditrema flavum** *(à droite) un bouquet de pseudopodes acuminés émerge de chaque pseudostome (50 µ)* [in vivo; *contraste interférentiel*].

▼ *Copulation de deux euglyphes : les cytoplasmes confluents élaborent une nouvelle coque de grande taille dans laquelle se fera l'enkystement (80 µ).* [In vivo; *contraste interférentiel.*]

chronique montre des périodes de rémission plus ou moins longues. Le parasite peut envahir d'autres organes (abcès hépatiques). Différentes thérapeutiques sont utilisées mais les guérisons sont toujours longues et le parasite difficile à éliminer totalement. Dans certaines conditions les Amibes s'enkystent dans l'intestin et la contamination se poursuit. La meilleure prévention est une hygiène scrupuleuse et une désinfection de l'alimentation (ébullition ou chimio-épuration).

Ordre des Arcellinida (Thécamibiens)

Ce sont des Amibes lobées, logées dans une petite coque (thèque) à laquelle elles adhèrent en général par de petits pseudopodes acuminés, les épipodes. Elles vivent presque toutes en eaux douces et sont particulièrement abondantes dans les eaux acides (tourbières). Les pseudopodes émergent par l'ouverture de la coque ou pseudostome. Les espèces plurinucléées sont rares; un ergastoplasme particulièrement abondant a été appelé *chromidium*. Quelques espèces hébergent des Chlorelles. La sexualité est controversée et la systématique spécifique fondée sur les paramètres physiques des coques est ardue.

Difflugia, généralement mononucléée, est logée dans une coque construite à l'aide de petits grains de sable ou de frustules de Diatomées agglomérés. Le genre est très fréquent dans toutes les eaux douces stagnantes.

Les *Arcella*, bi- ou plurinucléées, avec une coque chitinoïde *(endogène)* en forme de béret plus ou moins surbaissé et ornementé sont abondantes sur les plantes immergées ou à la surface parmi les *Lemna*.

Cochliopodium, petit et aplati sur le substrat, d'observation difficile, n'a pas de thèque véritable, mais est orné de petites granulations en forme de bobines (microscopie électronique), qui rappellent les écailles de certaines Chrysomonadines (Phytoflagellés); il est suggéré de transférer les *Cochliopodium* dans ce groupe bien que l'on ne connaisse pas de stade flagellé.

Photo Crumeyrolles



Sous-classe des Filosia

Ce sont des Rhizopodes de taille très variable et émettant des pseudopodes acuminés.

L'ordre des *Aconchulinida* compte une forme nue, dulçaquicole et fort mal connue, *Penardia*.

Dans l'ordre des *Gromiida*, l'Amibe est logée dans une coque à un ou deux pores.

Euglypha élabore des écailles siliceuses disposées en tuiles de toit et constituant une petite loge ventrue, transparente, parfois diversement ornée d'épines. C'est un genre très abondant dans les Mousses très humides, ou les tourbières. La copulation s'observe assez fréquemment : deux individus s'accolent par le pseudostome, se disposent en V et rejettent leur cytoplasme à l'extérieur : les deux masses cytoplasmiques fusionnent et élaborent une nouvelle thèque plus volumineuse. Les deux thèques vides sont abandonnées. Puis la nouvelle coque élabore un bouchon étanche au niveau du pseudostome, s'entoure d'une nouvelle enveloppe d'écailles siliceuses et se rétracte au centre en une masse dense, opaque. Plus tard les deux noyaux fusionneront. La rupture du kyste n'a pas été suivie, pas plus que l'évolution chromosomique; il s'agit peut-être d'un phénomène sexuel, mais nous n'en avons pas la preuve.

Paulinella chromatophora est le seul Protozoaire à héberger des Cyanophycées symbiotes.

Ditrema flavum héberge des Zoochlorelles et vit dans les tourbières acides, à Sphaignes ou à *Hypnum*. Sa coque, chitinoïde, est percée de deux pores opposés.

Sous-classe des Granuloreticulosia

Ce sont des Rhizopodes à pseudopodes du type granulo-réticulé, très délicats, anastomosés souvent en une nappe adhérant au substrat.

Les représentants de l'ordre des *Athalamida* sont des formes toujours nues, et très mal connues. *Biomyxa* est coprophile. *Pontomyxa,* de grande taille (jusqu'à 10 mm), vit sur la tunique d'une ascidie.

Chez les *Thalamida,* la présence d'une coque, parfois très délicate, difficile à observer, rappelle certaines Chrysomonadines (Phytoflagellés).

Allogromia, Microgromia sont les plus fréquents en eaux douces et encore bien peu connus. Il n'y a pas de sexualité biparentale, ni d'alternance de générations sûre. Cependant on a montré (en 1955) qu'*Allogromia* pratiquait l'autogamie. Il est bien possible que ces organismes soient englobés dans les Foraminifères, groupe que nous allons étudier plus longuement.

Ordre des Foraminiferida

Les Foraminifères sont des Rhizopodes à pseudopodes granulo-réticulés, planctoniques ou benthiques, vivant surtout en eaux marines, plus rarement en eaux saumâtres, exceptionnellement en eaux continentales (eaux sodées ou magnésiennes). Ils sont fondamentalement pourvus d'une coque, ou *test,* percée d'un orifice, ou *foramen,* par lequel le cytoplasme émerge et s'étale sur le test qui devient de ce fait secondairement interne. Les plus primitifs ne sont constitués que de chitine et sont transparents. A cette enveloppe simple fondamentale peuvent être agglutinés des corps étrangers divers (sable, spicules, etc.) ; enfin dans la majorité des espèces il s'y fait un dépôt de substances minérales (calcaires le plus souvent, parfois siliceuses). Si le dépôt est continu, la coque sera régulièrement opaque et seul le foramen apparaîtra (tests imperforés). Si le dépôt est incomplet, ménageant de petits interstices, le test semblera perforé, à tort, car la coque chitinoïde est continue ; on a longtemps pensé que le cytoplasme pouvait se frayer un chemin par ces « pores » (tests perforés) ; cela paraît faux, seul le foramen livre passage au cytoplasme périphérique, extraloculaire.

Les tests les plus simples sont faits d'une seule loge *(monothalames)* et peuvent prendre des aspects divers, souvent difficiles à repérer en tant que Protozoaires ; les plus simples sont ovoïdes, avec un foramen bien visible d'où émergent les gros troncs pseudopodiaux *(Iridia).*

Cette loge initiale, ou *proloculum,* peut s'adjoindre, au cours de la croissance, d'autres loges de plus en plus volumineuses. Cette addition se fait après immobilisation totale de l'Animal et demande quelques heures. Selon

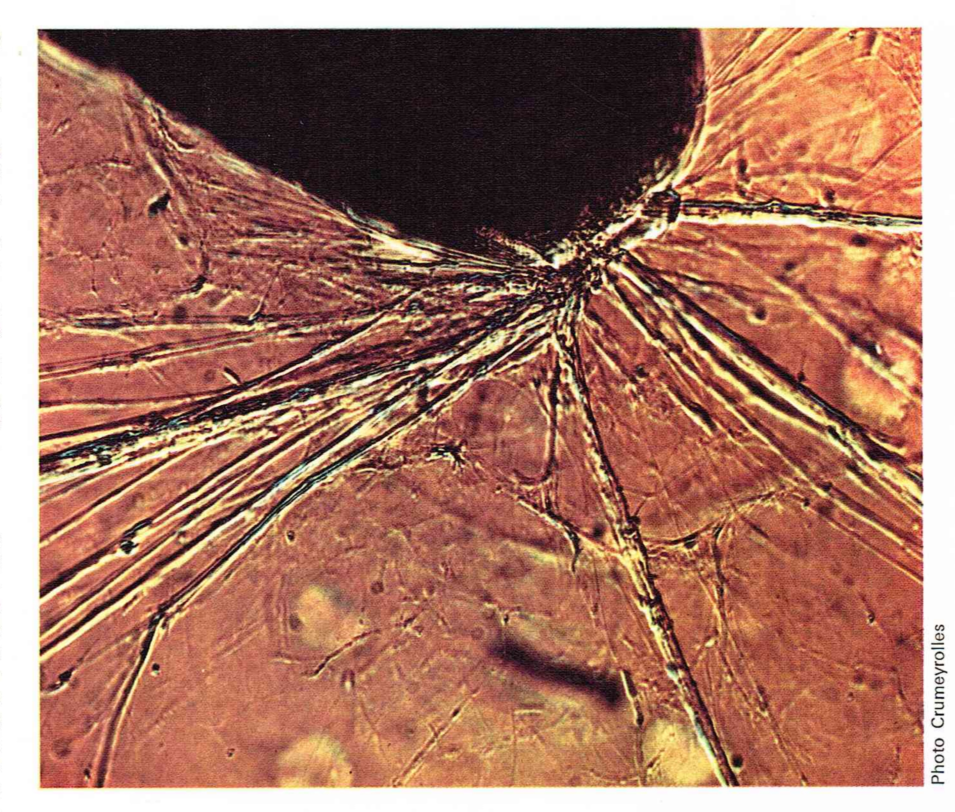
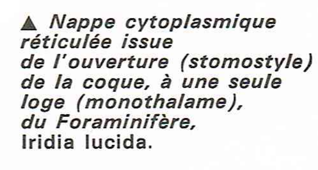
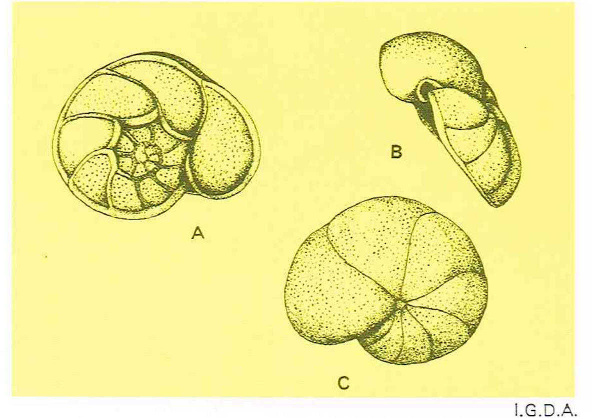


Photo Crumeyrolles

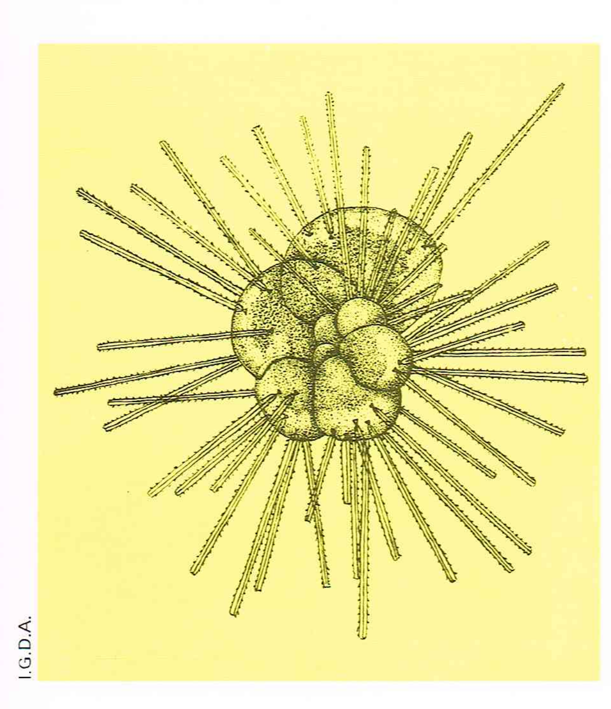


▲ *Nappe cytoplasmique réticulée issue de l'ouverture (stomostyle) de la coque, à une seule loge (monothalame), du Foraminifère,* Iridia lucida.

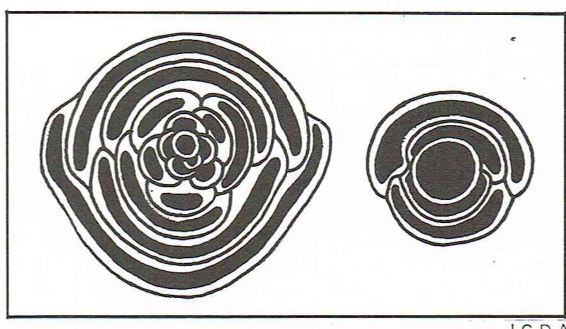


I.G.D.A.

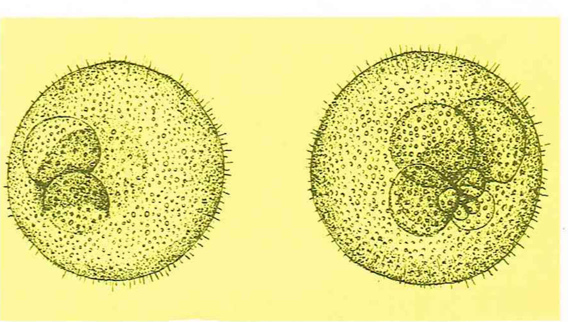
◀ Cibicides lobulatus, *un Foraminifère à test pluriloculaire (ou polythalame) en vue ventrale (A), latérale (B) et dorsale (C).*



I.G.D.A.



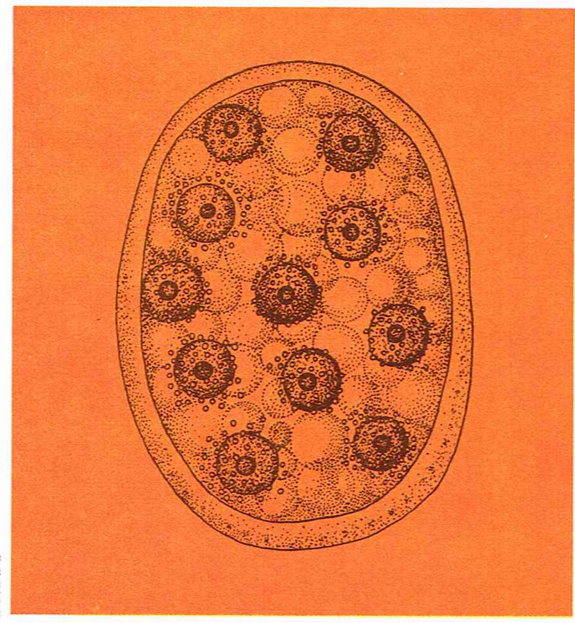
I.G.D.A.



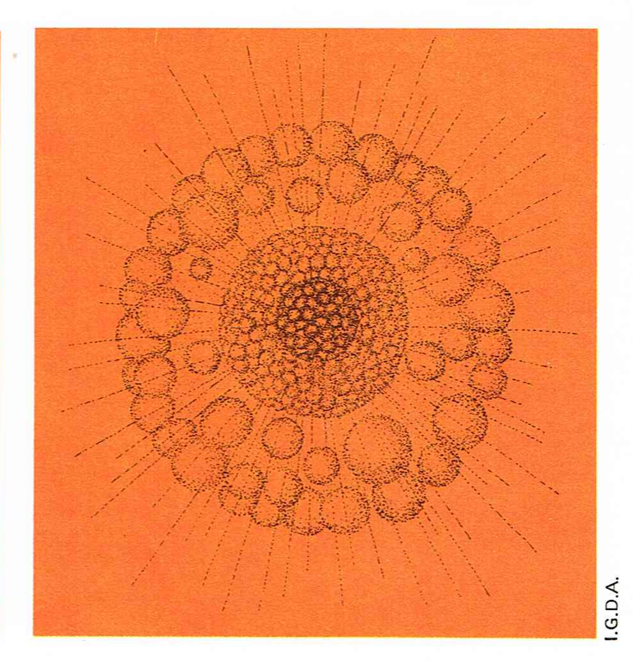
I.G.D.A.

◀ Hastigerina pelagica, *Foraminifère polythalame, est bien adapté à la vie planctonique grâce à ses spicules calcaires facilitant la flottaison (à gauche). Au cours de leur cycle de développement, les Foraminifères (ici* Idalina antiqua*) présentent deux types de coques : microsphériques à loge initiale de taille réduite (en haut à gauche) et macrosphériques, à loge de grande taille (en haut à droite).* Orbulina universa *(en bas) élabore au début de la gamétogenèse une grande loge qui englobe toute la coque du gamonte ; en A, vue ventrale et, en B, vue dorsale.*

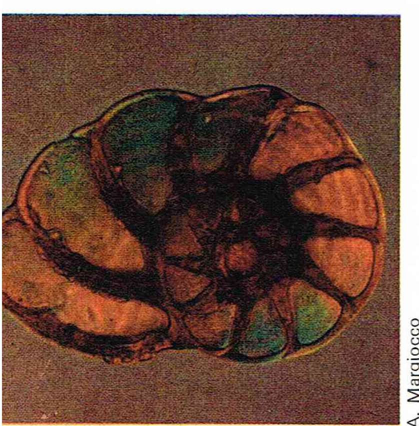
▶ *Deux Actinopodes Radiolaires : à gauche,* Collozoum inerme *qui forme des colonies pouvant atteindre une taille importante. A droite,* Thalassicola nucleata *qui n'a pas de squelette.*



I.G.D.A.



I.G.D.A.



A. Margiocco

▲ *Test du Foraminifère polythalame* Peneroplis pertusus, *observé en lumière polarisée.*

la disposition des loges, la forme globale des tests, munis d'ornementations diverses, varie à l'infini. Une configuration fréquente confère au test une forme hélicoïdale surbaissée, « nautiloïde », ce qui a valu à ces Protozoaires d'être quelque temps considérés comme des Céphalopodes.

Les coques minéralisées sédimentent aisément et, jusqu'à 5 000 m, constituent les boues à globigérines des fonds océaniques (plus profondément la calcite se redissout). Aisément fossilisables, connus depuis le Cambrien, les Foraminifères fournissent aux micropaléontologistes de bons repères stratigraphiques et sont très utilisés dans les recherches de gisements pétrolifères. Ils ont en conséquence été l'objet de recherches systématiques approfondies, et cela d'autant plus que leur taille est généralement élevée (500 μ, 1 à 2 mm, pouvant aller jusqu'à 20 cm).

Pour une espèce donnée, il existe deux types de coques, décrites souvent jadis sous des noms différents.

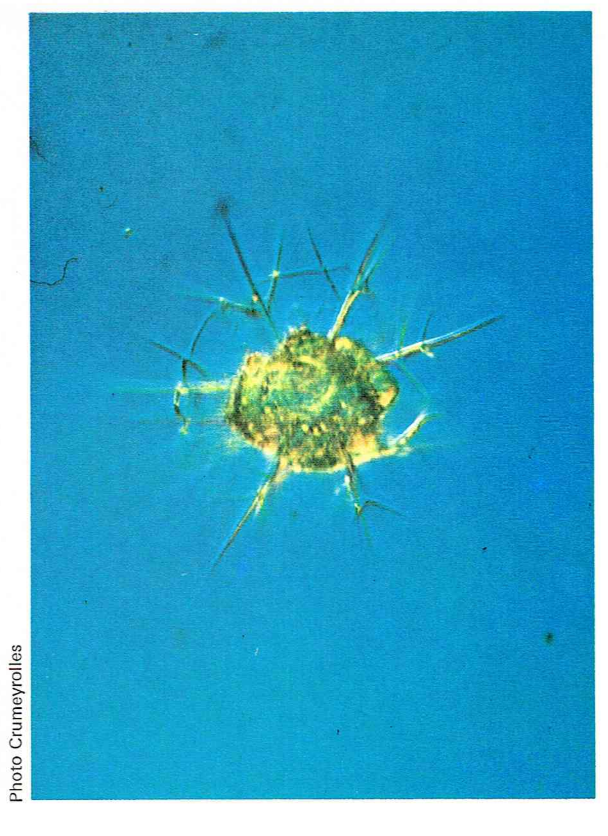


Photo Crumeyrolles

▶ Pseudocubus obeliscus *est un Radiolaire Nassellaire à squelette interne branchu et caractéristique.* (In vivo ; *contraste interférentiel.*)

Les Foraminifères parcourent en effet un cycle caractéristique diphasique qui est le suivant : le zygote (2 *n*), de petite taille, engendre un schizonte (2 *n*) dont la coque présente un proloculum de dimension réduite (test microsphérique). Arrivé à plein développement, il subit une schizogonie, terminée par une méiose, libérant des éléments plus volumineux que le zygote, ou schizoïtes *(n)*, à l'origine de gamontes dont la coque a un proloculum relativement grand (tests macro- ou mégalosphériques). Les gamontes *(n)* libèrent des gamètes identiques qui, en copulant, bouclent le cycle.

Iridia lucida, monothalame, est fréquent en Méditerranée sur les frondes des posidonies. *Elphidium, Cibicides, Discorbis*, etc., Millioles ou Fusulines, tous polythalames, sont très abondants sur les Algues côtières ou les colonies d'Hydraires.

Hastigerina, Globigerina, Globigerinella, polythalames, sont adaptés à la vie planctonique : les loges ont une paroi allégée et hérissée d'épines calcaires facilitant la sustentation.

Orbulina élabore, au début de la gamétogenèse, une grande loge sphérique qui englobe largement toute la coque du gamonte.

L'alternance des générations est mal connue pour toutes ces espèces planctoniques.



ACTINOPODEA

Ce sont des Sarcodinés, presque tous planctoniques, à disposition radiaire ; les pseudopodes, acuminés, dirigés dans toutes les directions et éventuellement pourvus d'un axe microtubulaire ou axonème, sont alors appelés axopodes.

Sur la base du plan d'organisation il est aisé de les distribuer en trois sous-classes : une capsule centrale percée de pores isolant l'ectoplasme de l'endoplasme, un squelette de vingt rayons spiculaires ou l'absence de ces caractères précis caractériseront respectivement les Radiolaires *(Radiolaria)*, les Acanthaires *(Acantharia)* et les Héliozoaires *(Heliozoa)*, à de rares exceptions près.

Sous-classe des Radiolaria

Ce sont des Actinopodes marins et planctoniques dont l'ectoplasme, ou *calymma*, est séparé de l'endoplasme par une paroi épaisse, dite capsule centrale, vraisemblablement protéique et percée de petits pores.

Ils possèdent presque tous un squelette de forme et de structure diverses, souvent très délicat et décoratif, contenant toujours de la silice, parfois pure et amorphe. Les pseudopodes sont acuminés, rarement anastomosés, les axopodes inconstants selon les groupes. Le noyau,

typiquement unique, est intracapsulaire et souvent de grandes dimensions. La division binaire est suivie d'une plasmotomie quelquefois différée. Selon que le squelette est discontinu (spicules, valves) ou continu, il est partagé entre les deux cellules filles ou reconstitué par l'une d'elles. Il y a parfois division multiple (sporogenèse) engendrant des spores identiques biflagellées dont l'évolution n'est pas connue (gamètes ?).

La flottabilité est assurée par la grande extension des pseudopodes, par la couche spumeuse périphérique et par des gouttes d'huile intracapsulaires. L'ascension et la plongée sont obtenues par la modification du volume des pseudopodes et de la couche gélatineuse.

La nutrition s'effectue aux dépens du plancton ; la digestion est nécessairement ectoplasmique.

Des pores disposés sur toute la surface de la capsule centrale caractériseront les Spumellaires, alors que les Nassellaires le seront par une ouverture axiale (plaque poreuse) et les Phaeodariés par trois pores.

Chez les Spumellaires *(Porulosida)*, les pores de la capsule centrale sont disposés sur des plaques polygonales, jointives.

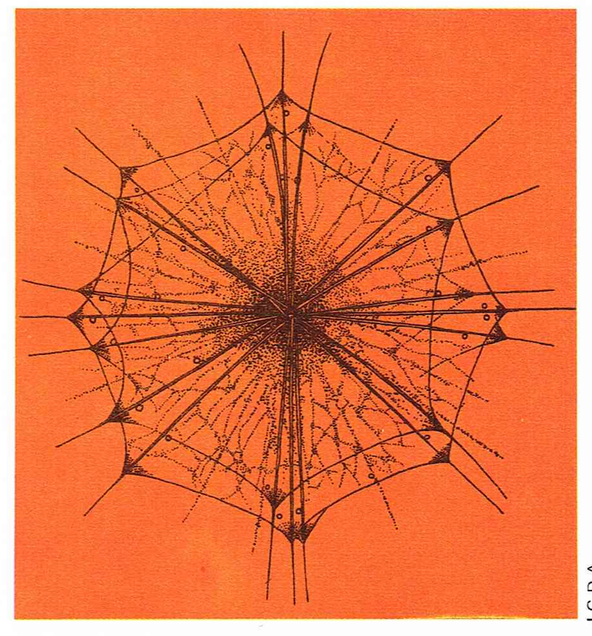
Thalassicola et *Thalassophysa* sont des formes isolées (monocytaires) et de forte taille (4-8 mm), *Collozoum* en est une coloniale (polycytaire) ; ce groupe des mers chaudes peut donner des colonies de plus de 20 cm.

Les Nassellaires *(Oculosida)* ne présentent qu'une zone de perforation de la capsule centrale, c'est le champ de pores, ventral. Cette disposition entraîne souvent une polarisation du corps, la capsule centrale étant déjetée, et de la coque quand elle est continue. Dans ce groupe, l'élaboration du squelette est très complexe.

Eucyrtidium et *Cyrtocalpis* ont une coque conique, ajourée. *Triplagiacantha, Eucoronis* ont des squelettes branchus ou en anneaux épineux, plus simples.

Chez les Phaeodariés *(Oculosida)*, la capsule n'a que trois pores, l'un ventral, l'astropyle, les deux autres, ou parapyles, étant secondaires et le plus souvent au pôle opposé. La membrane capsulaire est double ; en face de l'astropyle s'accumule une masse brune, caractéristique du groupe, probablement constituée de déchets, le phaeodium.

Coelacantha ornata possède un squelette délicat et continu. *Aulacantha*, très fréquent, a des spicules libres, soit tangentiels, soit radiaires. Son noyau mesure environ 1 mm et montre à la division mille à mille cinq cents chromosomes.


I.G.D.A.

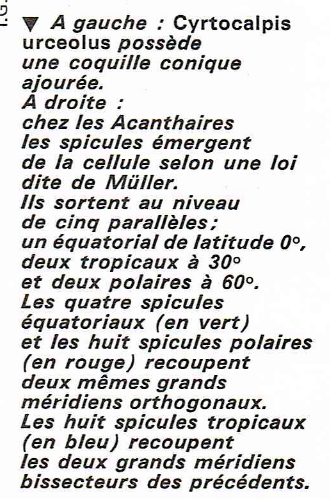
◀ *Les Acanthaires sont généralement pourvus de vingt spicules de sulfate de strontium, à disposition radiaire, mais* **Acanthophlegma krohni** *n'en possède que dix diamètraux (× 60).*

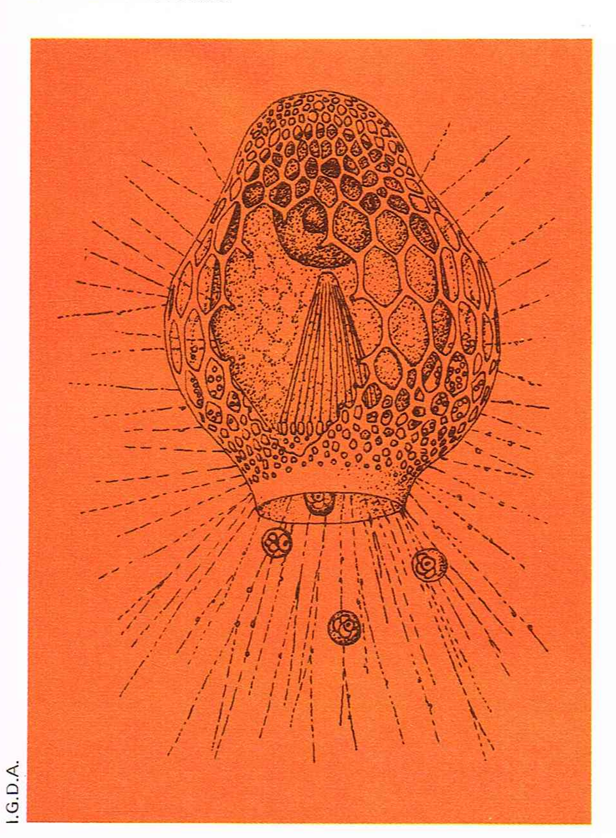
Sous-classe des Acantharia

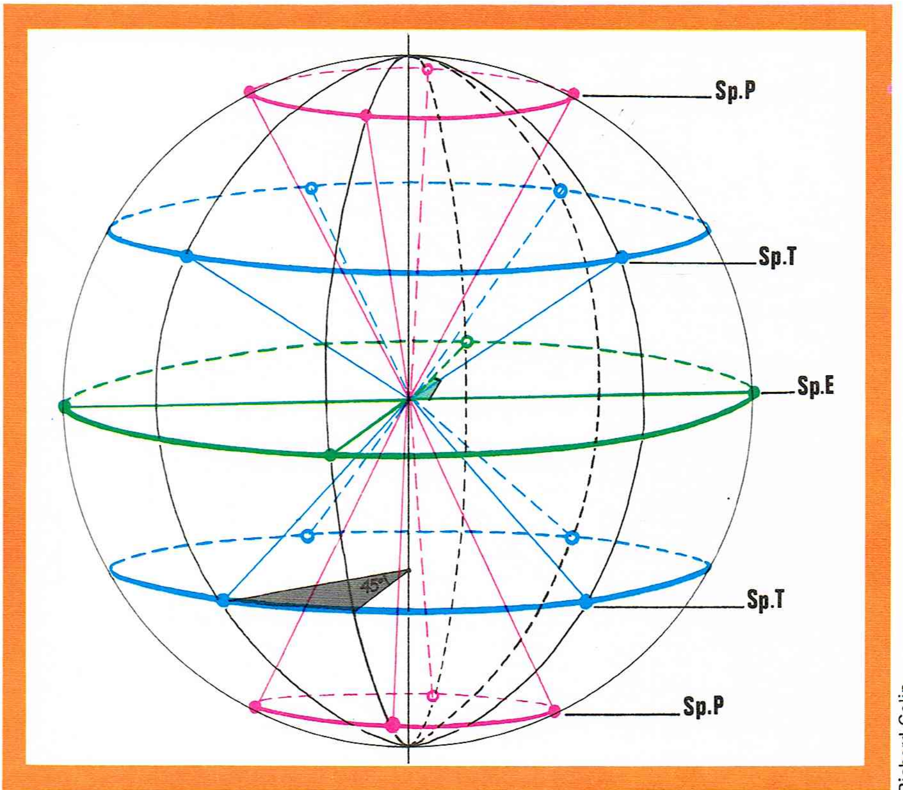
Ce sont des Actinopodes, tous marins et planctoniques, caractérisés par leur squelette constitué de vingt spicules à disposition radiaire (très rarement dix à disposition diamétrale) émergeant en des points bien précis de la cellule selon la loi dite de Müller.

Les spicules sont constitués essentiellement de sulfate de strontium (célestine des minéralogistes) et à ce titre permettent de doser rapidement le taux de strontium radioactif dans l'eau de mer, après une explosion thermonucléaire par exemple. Des excroissances distales peuvent rendre les spicules coalescents et même constituer une ou deux coques grillagées. Enfin, ces éléments n'ont pas toujours la même longueur, et la forme globale des Acanthaires n'est pas obligatoirement sphérique.

Le cytoplasme est nettement divisé en deux zones : au centre, l'endoplasme dense, qui contient les noyaux, et en périphérie l'ectoplasme spumeux, de volume


▼ *A gauche :* **Cyrtocalpis urceolus** *possède une coquille conique ajourée.*
A droite : chez les Acanthaires les spicules émergent de la cellule selon une loi dite de Müller. Ils sortent au niveau de cinq parallèles ; un équatorial de latitude 0°, deux tropicaux à 30° et deux polaires à 60°. Les quatre spicules équatoriaux (en vert) et les huit spicules polaires (en rouge) recoupent deux mêmes grands méridiens orthogonaux. Les huit spicules tropicaux (en bleu) recoupent les deux grands méridiens bissecteurs des précédents.


I.G.D.A.



Richard Colin

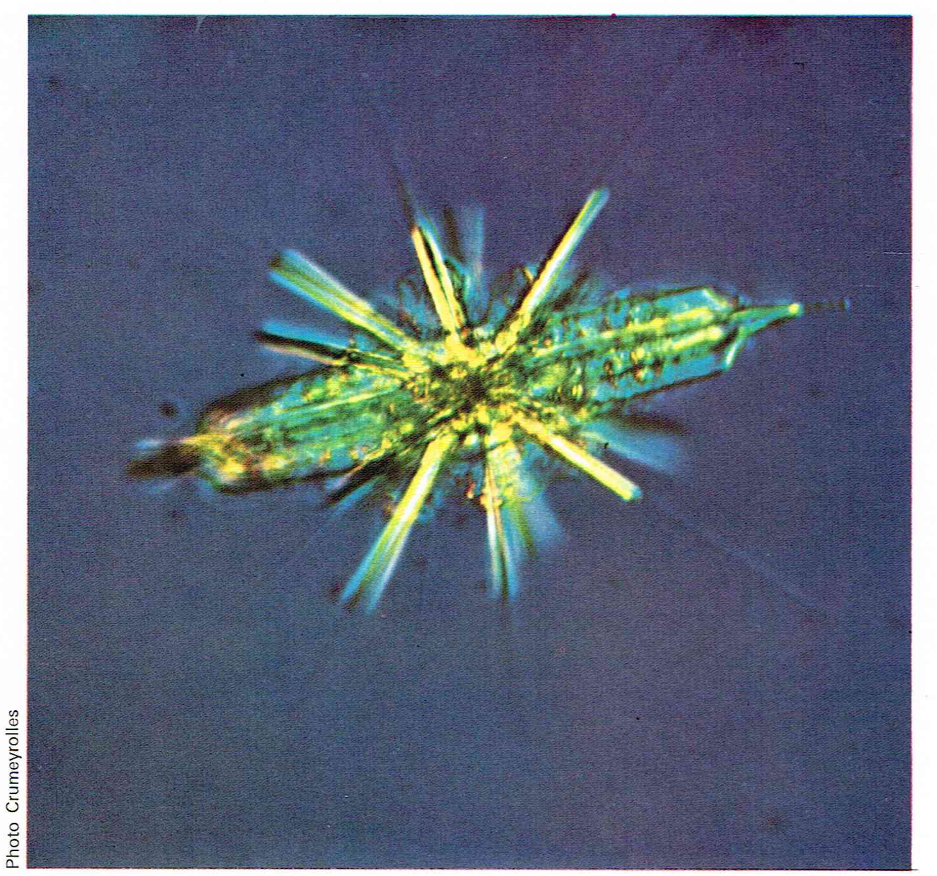


Photo Crumeyrolles

▲ ***Deux spicules équatoriaux étant hypertrophiés,*** **Amphilonche elongata** ***est un exemple d'Acanthaire non sphérique.*** **(In vivo;** ***contraste interférentiel.*****)**

variable. Planctoniques, presque tous les Acanthaires possèdent un extraordinaire dispositif semblant jouer un rôle hydrostatique. De petits myonèmes contractiles, en nombre variable selon les espèces et l'âge des Animaux, sont fixés au voisinage de l'extrémité des spicules. Selon qu'ils se contractent ou qu'ils se relâchent, l'ectoplasme alvéolisé est étiré et augmente de volume ou se rétracte et diminue de volume. Cette augmentation active du volume créerait un appel d'eau qui, plus diluée que les liquides des vacuoles et chargée de gaz dissous, ferait diminuer la densité relative de l'Acanthaire qui tendrait à s'élever; inversement, il plongerait par la manœuvre opposée.

Des Zooxanthelles sont fréquentes dans l'endoplasme ou dans l'ectoplasme. Les relations entre Algues et Protozoaires sont mal connues; il y a alimentation holozoïque et digestion dans l'ectoplasme.

Quelques genres présentent une capsule centrale entre les deux zones cytoplasmiques, mais elle n'est pas percée de pores et semble bien différente de celle des Radiolaires.

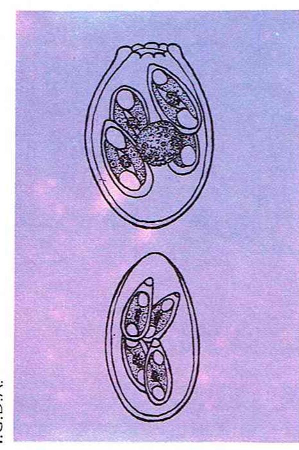
Les Acanthaires sont susceptibles de s'enkyster; quelques-uns pratiquent la division binaire (les espèces à spicules diamétraux) et la reproduction sexuée semble être la règle. Après caryocinèse multiple, il y a libération de petits gamètes biflagellés que l'on a vu copuler, mais la transformation en adulte n'a jamais été suivie. Il semble que le début du développement se fasse au fond; les plus jeunes stades pêchés (400 m) montrent déjà une organisation complexe et vingt (ou dix) jeunes spicules. Les phases de la croissance ont été suivies.

Le squelette des *Acanthometrida* est simple, mais les spicules sont diversement rendus solidaires au centre de la cellule.

Acanthophlegma possède dix spicules diamétraux et deux myonèmes seulement par spicules. Le corps, souple, est plus ou moins amiboïde. *Amphilonche elongata* a deux spicules équatoriaux opposés plus longs et plus forts. *Lithoptera* montre quatre spicules équatoriaux développés et pourvus d'apophyses grillagées, plates, non coalescentes.

Chez les *Acanthophractida*, les spicules, coalescents, forment une coque grillagée continue. A ce groupe appartiennent les genres *Stauraspis* et *Lycnaspis*.

▼ ***Ookystes*** **d'Eimeria magna** ***(en haut)*** ***et d'*****E. media** ***(en bas), Coccidies parasites de l'intestin du lapin.***



I.G.D.A.

Sous-classe des Heliozoa

Il s'agit d'Actinopodes essentiellement dulçaquicoles, aux axopodes rayonnants (Animaux-soleil), parfois munis de filopodes et différenciant de courts lobopodes temporaires lors de la phagocytose. De taille très variable (30 à 400 μ), ils sont nus ou recouverts d'écailles de formes diverses, parfois de corps étrangers agglutinés. L'ectoplasme périphérique est spumeux, l'endoplasme, plus dense, renferme le noyau, généralement unique, qui occupe le centre de la cellule. Il y est parfois supplanté par une formation dense, réfringente, au voisinage de laquelle s'ancrent les axopodes, le centroplaste. La plupart sont libres, seules quelques rares espèces sont fixées par un pédoncule. La reproduction se fait par division binaire; une autogamie est décrite chez quelques espèces susceptibles de bourgeonner.

Les trois ordres sont reconnus selon que le corps est nu, garni de spicules ou logé dans une coque organique grillagée.

L'absence de zone mucilagineuse périphérique, de squelette et de centroplaste est caractéristique des *Actinophryida*. Ce sont les plus grands et les plus abondants des Héliozoaires d'eaux douces. C'est dans ce groupe que l'autogamie a été décrite.

Actinophrys sol (40-50 μ) a un unique noyau central près duquel sont insérés les axonèmes des axopodes. Il est le plus abondant en eaux douces (en macérations); une espèce est marine.

Actinosphaerium est de grande taille (jusqu'à 400 μ) et peut renfermer jusqu'à cinq cents noyaux répartis à la limite entre l'endoplasme et l'ectoplasme spumeux. Les axopodes se terminent librement au niveau de cette zone de transition ou sont parfois enchâssés chacun dans une dépression de membrane nucléaire.

Les *Centrohelida* sont caractérisés par la présence d'un centroplaste toujours central, et la possession, presque générale, de spicules ou d'écailles siliceuses périphériques adhérant souvent au corps par une couche mucilagineuse.

Acanthocystis aculeata montre deux types de spicules : les uns sont des bâtonnets disposés tangentiellement au corps, les autres, à base élargie en clous de tapissier, sont disposés radiairement (chez les espèces d'eaux douces).

Raphidiophrys elegans forme des colonies de dix à vingt individus, reliés entre eux par des ponts cytoplasmiques et recouverts de petites écailles maintenues par un mucilage abondant.

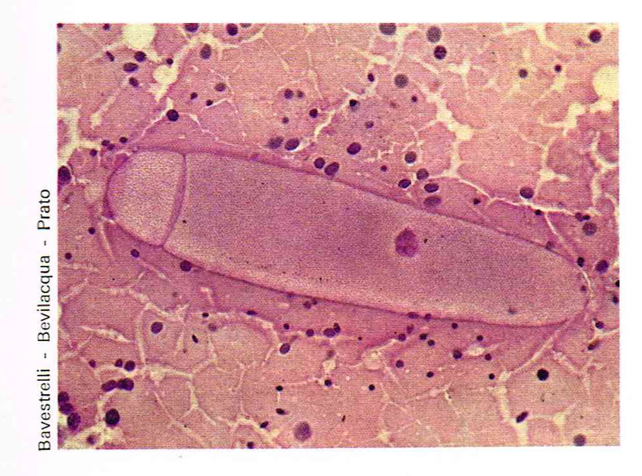
Il n'y a pas de centroplaste ni d'axopodes chez les *Desmothoracida*, seulement des filopodes. Le corps est logé dans une coque organique grillagée; ces organismes sont souvent fixés. *Clathrulina* qui vit en eau douce est rare; sa taille atteint 80 μ.

SPOROZOA

Les Sporozoaires sont des Protozoaires tous parasites, dépourvus d'organes locomoteurs différenciés. Le cycle, haplobiontique, débute par un germe de petite taille, le sporozoïte, qui, directement ou pas (schizogonie asexuée intercalée), engendre les individus végétatifs ou gamontes élaborant les gamètes. Ceux-ci, copulant, donnent le zygote, seul stade diploïde, qui après réduction chromatique redonne les sporozoïtes de départ. Un gamonte femelle extra-cellulaire libérant de nombreux gamètes caractérise les Grégarines *(Gregarinia)* tandis qu'un gamonte femelle intra-cellulaire se transformant en un seul gamète caractérise les Coccidies *(Coccidia)*.

Sous-classe des Gregarinia

Sporozoaires de grande taille (100 μ, 500 μ, 1 mm et jusqu'à 10 mm), d'observation aisée, les Grégarines se déplacent lentement par glissement. Le corps est souvent différencié en trois zones : un *épimérite* d'ancrage dans la cellule, un *protomérite* court et un *deutomérite* plus long contenant le noyau. Le cytoplasme est chargé d'un polysaccharide de réserve, le paraglycogène. La



◄ *Une Grégarine parasite de l'intestin de l'Insecte Blattoptère,* **Periplaneta americana,** *la blatte (× 1 000 × 1,2).*

sexualité a lieu par gamontogamie suivie de l'élaboration de gamètes généralement flagellés (mâles) et toujours immobiles (femelles). Ce sont des parasites d'Invertébrés et de Prochordés.

Probablement primitifs, les *Archigregarinida* ont conservé une schizogonie, asexuée, intercalée entre le sporozoïte et la gamontogenèse. *Selenidium,* qui possède de puissants myonèmes permettant des mouvements pendulaires, vit dans le tube digestif d'Annélides.

Chez les *Eugregarinida* il n'y a plus de schizogonie, seule la sporulation et les gamètes assurent la prolifération. *Gregarina blattarum* est de grande taille (1 mm) ; *Stylocephalus,* encore plus grand (3 mm), vit dans l'intestin d'un Coléoptère, le *Blaps. Monocystis* parasite les vésicules séminales de lombrics.

Les *Neogregarinida* ont réacquis, secondairement semble-t-il, une schizogonie leur permettant de pulluler dans leur hôte. *Ophryocystis* parasite les tubes de Malpighi de nombreux Coléoptères Ténébrionides. *Lipocystis polyspora* vit dans le corps gras de *Panorpa communis.*

Sous-classe des Coccidia

Les Coccidies sont des Sporozoaires de petite taille, immobiles en dehors des phases de la reproduction et parasites tant d'Invertébrés que de Vertébrés; seul le gamonte mâle se divise en petits gamètes flagellés, le gamète femelle est directement issu du gamonte et, fécondé, donne un zygote relativement volumineux appelé ookyste. La sporogonie se fait en deux temps ; des spores sont d'abord élaborées qui s'entourent d'une membrane sous laquelle une dernière division donne deux sporozoïtes par spore. Le nombre de spores est variable (jusqu'à quatre). Ces sporozoïtes subiront une ou plusieurs schizogonies, chez les *Eucoccidia ;* elle a pu disparaître dans le cas des *Protococcidia.*

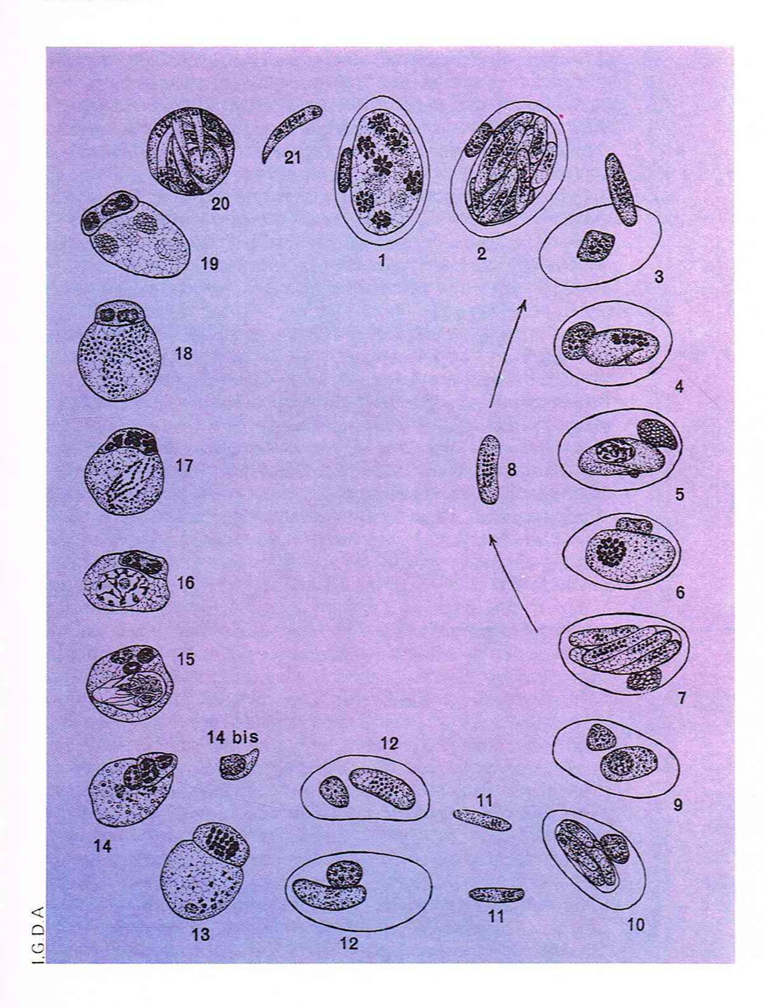
Chez les *Protococcidia* la schizogonie est absente; il y a succession de gamogonie et de sporogonie dans le même hôte (Annélides marins).

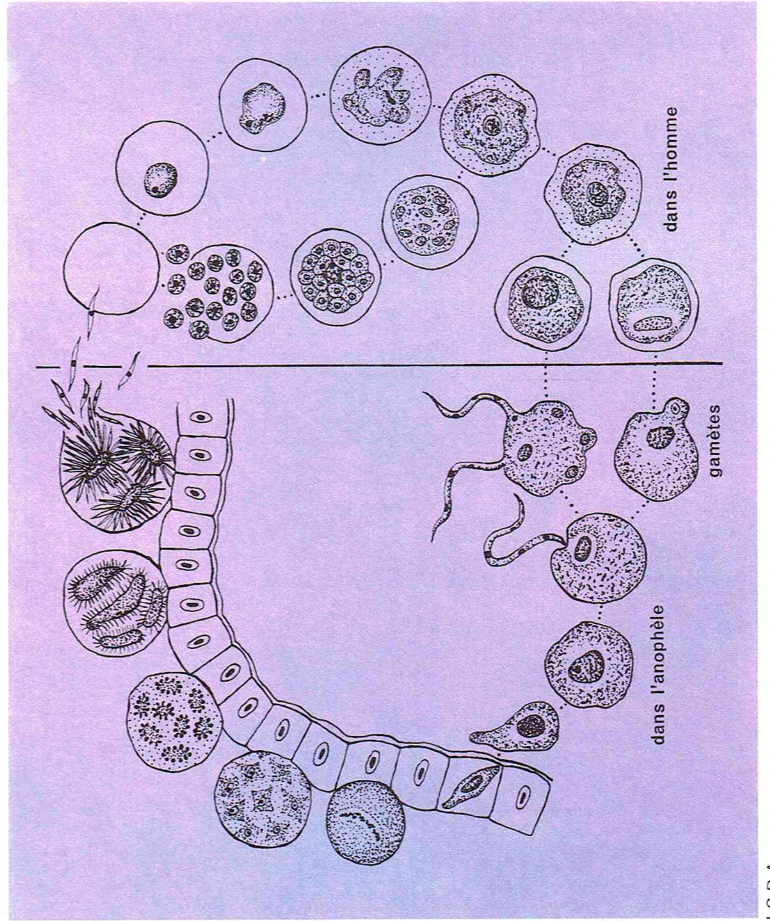
Chez les *Eucoccidia* le cycle est triple et complet; le développement peut se faire dans un seul hôte ou dans deux hôtes successifs et nécessaires pour boucler le cycle.

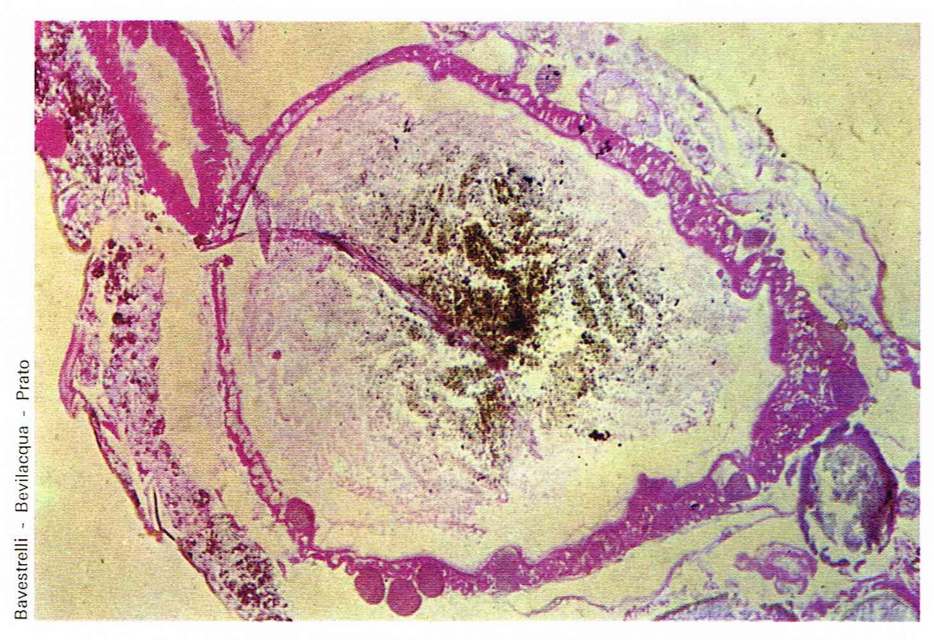
Eimeria est une Coccidie à un seul hôte (monoxène). Parasite de l'intestin du lapin, le sporozoïte infestant pénètre dans une cellule et en quarante-huit heures procède à la schizogonie (qui peut être itérative). Puis il y a élaboration de gamètes (gamogonie) qui copulent (anisogamie). La copula procède à la sporogonie en deux temps caractéristiques et les ookystes complets sont expulsés; réingérés, ils libèrent les sporozoïtes qui, dans le même Animal ou dans un autre, amorcent un nouveau cycle.

Plasmodium falciparum est un parasite hétéroxène; les hôtes sont l'anophèle et l'homme; c'est l'agent de la fièvre tierce maligne, une des formes de paludisme. Les sporozoïtes sont inoculés lors de la piqûre d'un anophèle, et pénètrent d'abord dans des cellules hépatiques où ils évoluent en volumineux schizontes libérant de nombreux schizozoïtes; ces phases de multiplication peuvent se répéter plusieurs fois (un cycle dure une semaine). Ces schizozoïtes peuvent aussi pénétrer dans les hématies où se déroule une schizogonie secondaire, synchronisée;

▼ *A gauche, cycle d'une Grégarine* **(Haemogregarina stepanovi)** *; les numéros indiquent la succession des différentes phases. A droite, cycle de* **Plasmodium,** *parasite hétéroxène responsable chez l'homme d'une maladie appelée malaria ; son deuxième hôte est un moustique, l'anophèle.*







Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *Au bas de cette photo représentant une section de l'intestin du moustique anophèle, quelques ookystes de* Plasmodium vivax *en sporogonie situés sous l'épithélium intestinal sont bien visibles.*
▼ *Un gamonte développé dans une hématie de pigeon et déjetant le noyau ne continuera son développement qu'après ingestion par un Diptère piqueur; une seule hématie parasitée est visible au centre de la photo (6-8 μ).*



Photo Crumeyrolles

la multiplication des noyaux donne de petits plasmodes intra-érythrocytaires qui se résolvent en autant de schizozoïtes qu'il y a de noyaux et sont libérés par éclatement des hématies (le synchronisme provoque les accès de fièvre). Dans des conditions mal définies ils peuvent aussi évoluer en gamontes intra-érythrocytaires sexuellement différenciés. Le développement s'arrête là dans le corps humain. Le sang prélevé par l'anophèle à la piqûre est digéré, de même que les schizozoïtes qui s'y trouvent, mais les gamontes demeurent indemnes. Le gamonte femelle devient gamète, le mâle donne un petit nombre de gamètes fusiformes. Après la fécondation le zygote se loge sous l'épithélium intestinal de l'Insecte et subit une sporogonie intense qui libère des milliers de sporozoïtes filiformes gagnant les glandes salivaires dans l'attente d'une inoculation à un homme sain.

Haemoproteus poursuit un cycle analogue, la schizogonie se fait dans le poumon du pigeon, la gamogonie dans les hématies et la sporogonie dans un Diptère piqueur.

Sarcosporidies

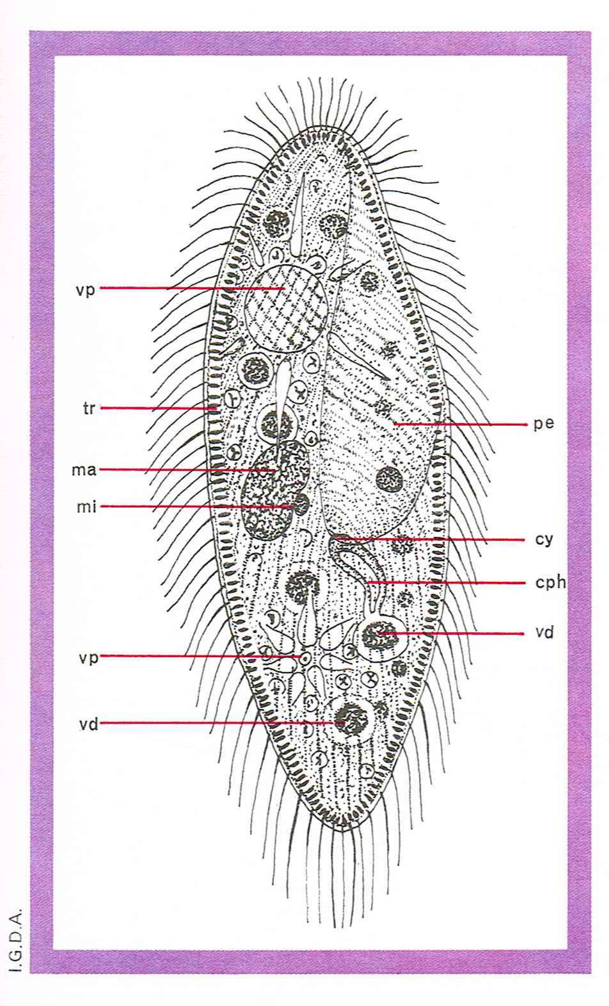
Ce sont des Sporozoaires dont on ne connaît qu'une partie du cycle, un plasmode libérant des schizozoïtes nombreux. *Sarcocystis tenella* parasite tous les moutons.

CILIOPHORA

Le sous-embranchement des Ciliophora ne comprend qu'une seule classe, celle des *Ciliatea* ou Ciliés encore appelés Infusoires.

Outre la ciliature, l'appareil nucléaire des Infusoires est certainement la caractéristique essentielle de la classe. A l'exception d'un seul genre *(Stephanopogon)* tous les Ciliés sont dotés de deux sortes de noyaux, de type différent et complémentaires : le micronoyau et le macronoyau (ils peuvent être très nombreux chez le même sujet).

Classer les Infusoires n'est pas chose aisée. La systématique du groupe est essentiellement fondée sur la distribution et la spécialisation éventuelle de la ciliature, tant somatique que buccale. Des études aussi minutieuses demandent donc nécessairement un matériel abondant et l'entretien des souches étudiées. L'observation sur le vivant, qui n'apporte que fort peu de renseignements dans ce domaine, doit être impérativement complétée par l'observation de préparations permanentes, diversement fixées et colorées. L'introduction dans la technique microscopique des méthodes d'imprégnations électives des cils et de l'infraciliature par des sels d'argent a beaucoup fait progresser nos connaissances. Puis l'apparition récente de la microscopie électronique a métamorphosé l'étude des Infusoires (et des Protozoaires en général), en permettant une analyse plus fine des structures en présence et de leurs rapports. Mais cela n'a encore été réalisé que sur un nombre d'espèces relativement faible. Bien que plus de six mille espèces d'Infusoires aient été recensées à l'heure actuelle et que de nouvelles formes soient régulièrement découvertes et décrites, il est encore souvent conjectural de vouloir attribuer une place systématique sûre à un Infusoire donné, même très courant. Cela est si vrai qu'un même genre peut être classé de façon différente selon les Auteurs et même, par un Auteur donné, d'une publication à l'autre. Cela peut se comprendre si l'on sait que les Infusoires forment, de fort loin, le groupe de Protozoaires le plus complexe, le plus diversifié, le plus évolué. Et cette évolution, bien qu'ayant conservé au groupe une remarquable homogénéité, est difficile à retracer. Il n'existe aucun fossile utilisable sauf quelques coques sans grand intérêt phylogénétique. Nous sommes donc contraints de spéculer sur la valeur évolutive de tel ou tel constituant, chaque Auteur pouvant subjectivement leur attribuer des valeurs évolutives différentes. Il s'ensuit de nombreux schémas d'évolution possible toujours temporaires et, partant, des coupures systématiques à des niveaux très divers. Nous nous en tiendrons à l'un d'eux (quelque peu simplifié), le plus souvent retenu.



◀ *Représentation très schématique de* **Paramecium caudatum**, *un des Ciliés les plus connus. pe, péristome; cy, cytostome; cph, cytopharynx; vd, vacuole digestive ou gastriole; vp, vacuole pulsatile; mi, micronucleus; ma, macronucleus; tr, trichocystes.*

Le critère fondamental étant la disposition des cils, somatiques et buccaux, on scinde dès lors la classe des Infusoires *(Infusoria, Ciliata, Ciliophora)* en trois sous-classes. Une ciliature somatique simple, alliée à une ciliature buccale absente ou très discrète, caractérise les clolotriches. Les deux autres groupes ont une ciliature somatique faible ou nulle, alors que la ciliature buccale s'hypertrophie et aboutit à la bouche en s'enroulant dans le sens des aiguilles d'une montre dans le cas des Spirotriches et dans le sens contraire chez les Péritriches.

Sous-classe des Holotrichia

Les représentants de cette sous-classe sont de taille relativement modeste. La ciliature est simple, souvent uniforme, constituée de cinéties longitudinales ou obliques. Elle peut disparaître secondairement. La bouche, quand elle existe, est soit dépourvue de cils, soit discrètement ciliée. La sous-classe se divise en huit ordres théoriquement bien définis, et comprend plus de la moitié des espèces décrites.

Ordre des Gymnostomatida

Les Gymnostomes sont considérés comme les Infusoires actuels les plus primitifs. Ils sont pourvus d'une bouche « à fleur de peau », dénuée de ciliature spécialisée. Le cytopharynx est formé de baguettes rigides, parfois soudées en nasse. La plupart des Gymnostomes, exception faite des *Cyrtophorines,* phytophages dont la bouche et la ciliature somatique sont ventrales, sont de grande taille, dotés d'une bouche en position dorsale, entourée de *toxicystes* et d'une ciliature régulière. Ils appartiennent au groupe des *Rhabdophorines* et renferment des genres intéressants d'un point de vue biologique, tels *Stephanopogon,* l'unique Cilié doté d'un seul type de noyaux, *Coleps,* à plaques calcaires corticales, *Loxodes,* grand Infusoire plat et effilé aux deux extrémités, à macronuclei diploïdes (noyaux vésiculaires), commun sur la vase des mares et des étangs (on l'attribuerait depuis peu à l'ordre des Trichostomes).

Ordre des Trichostomatida

Les Trichostomes sont dotés en avant de la bouche d'un vestibule garni le plus souvent d'une ciliature uniforme. Parmi les genres les plus connus, citons *Balantidium,* l'unique Cilié parasite de l'homme, et *Isotricha* qui réalise une symbiose avec les herbivores.

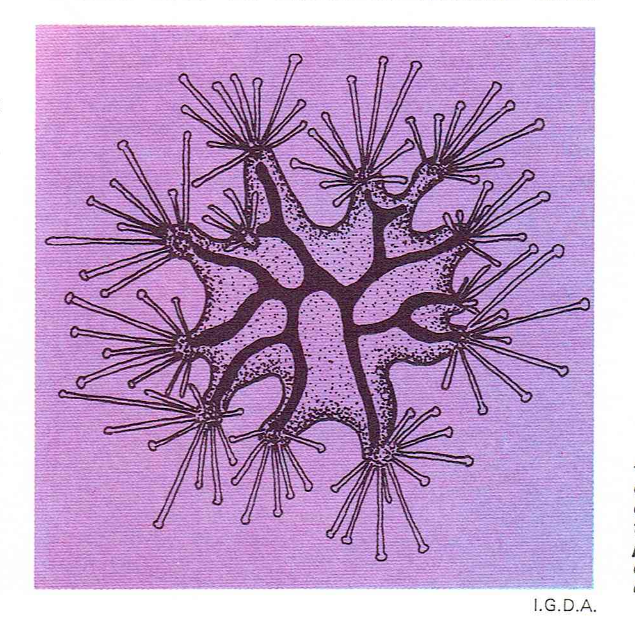
Ordre des Chonotrichida

Les représentants de cet ordre sont tous marins à l'exception de *Spirochona,* seul genre connu en eau douce et vivant sur les lames branchiales des Gammarides. Ils sont presque tous ectoparasites de Crustacés. Les adultes sont des formes fixées, entourées d'une pellicule rigide, à allure de bouteille, dépourvues de ciliature somatique. Les larves en revanche présentent un champ ciliaire ventral qui deviendra la ciliature vestibulaire de l'adulte. Ces larves, nageuses, proviennent d'un processus de bourgeonnement externe.

Ordre des Acinétiens

Les Acinétiens sont en général des organismes fixés à l'état adulte; ils peuvent être sessiles ou munis d'un pédoncule non contractile. De forme très variable (certains possèdent une coque protectrice) ils sont dotés de tentacules creux dont l'extrémité constitue une ventouse garnie d'*haptocystes* (organites vulnérants) qui ont pour fonction la préhension et la succion des autres Infusoires dont ils se nourrissent. La disposition de ces tentacules diffère selon les genres; chez *Corynophrya* ils forment une couronne apicale simple, cette dernière est double chez *Tokophrya* et *Acineta;* ils sont parfois portés par des prolongements ramifiés *(Dendrocometes).*

La multiplication asexuée s'effectue par bourgeonnement, externe ou interne, la libération du bourgeon pouvant donner lieu alors à une véritable « parturition ». Généralement dépourvu de tentacule et cilié, c'est le stade migrateur, libre, dont l'étude attentive permet seule le rapprochement des Acinétiens aux autres Holotriches et même plus précisément aux Gymnostomes. Après une brève phase de vie errante le migrateur se fixe, et par une véritable métamorphose, rapide et spectaculaire (15 minutes), reconstitue la forme adulte spécifique. Si les conditions de vie deviennent défavorables les Acinétiens peuvent s'enkyster de diverses manières ou se transformer totalement en migrateur, abandonnant alors au substrat les structures squelettiques éventuelles. La reproduction sexuée se fait aussi par conjugaison entre adultes selon différents modes imposés par leur morphologie, mais les phénomènes nucléaires fondamentaux sont les mêmes (méiose, pronuclei, syncaryon). Les Acinétiens libres ont colonisé les différents milieux


I.G.D.A.

◀ **Lernaeophrya capitata** *dont le macronucleus est ramifié est, comme tous les Acinétiens, pourvu de tentacules creux dont les extrémités constituent des ventouses.*

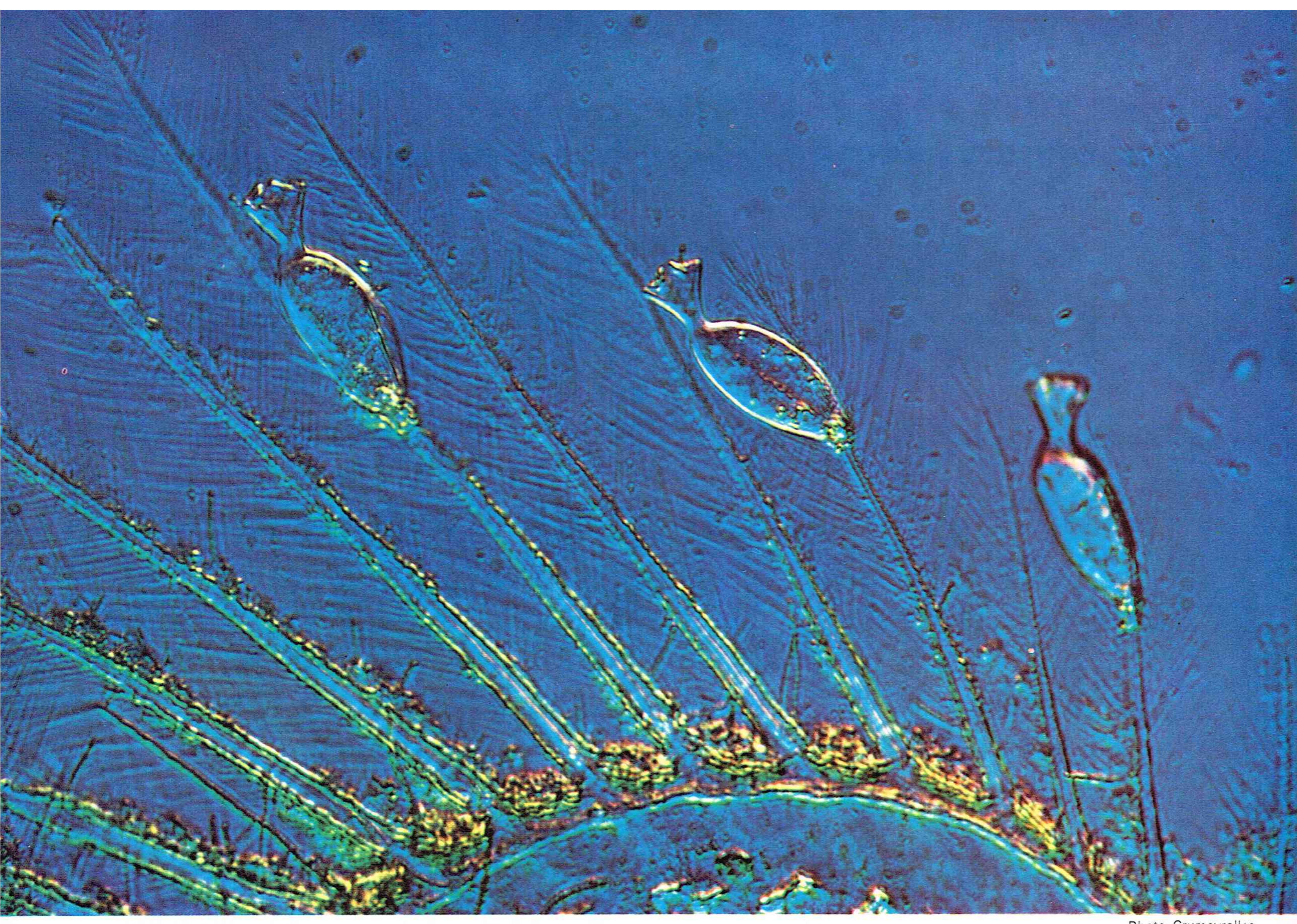


Photo Crumeyrolles

▲ **Lobochona limnoriae,** ***Chonotriche ectoparasite, fixé sur les soies des pléopodes d'un petit Isopode marin. Le corps glabre est néanmoins protégé par une cuticule rigide. Seuls demeurent quelques cils buccaux tapissant l'entonnoir.*** **(In vivo ;** ***contraste interférentiel.*** **)**

aquatiques ; les autres présentent divers degrés de phorésie, de commensalisme ou de parasitisme.

Ordres des Apostomatida et des Astomatida

Les Apostomes sont des organismes marins, parasites de Crustacés. Leur cycle biologique très complexe passe par deux hôtes intermédiaires. Les affinités phylogénétiques de ce groupe sont très incertaines. Les Astomes, uniformément ciliés, sont des endoparasites des Oligochètes ; ils sont dépourvus de bouche et possèdent parfois un dispositif squelettique qui assure leur fixation à l'épithélium intestinal de leur hôte. Ils sont eux-mêmes symbiontes de Bactéries qu'ils hébergent dans leur cytoplasme et qui sont propres à chaque espèce. La répartition des Infusoires le long du tube digestif permet d'observer un exemple simple d'écologie parasitaire, chaque espèce choisissant son micro-habitat en fonction des caractéristiques locales. La multiplication asexuée est assez remarquable et aboutit souvent à la formation de chaînes d'individus.

Ordre des Hymenostomatida

Les représentants de cet ordre sont particulièrement appréciés des chercheurs qui trouvent en eux un excellent matériel d'étude, tant sur les plans cytologique que physiologique et génétique *(Paramecium)*. Ils sont apparentés à plusieurs ordres d'Holotriches et pourraient être la souche de nombreux ordres supérieurs. Les Hyménostomes ont une ciliature somatique uniforme ; la bouche s'ouvre au fond du *péristome* pourvu sur le côté gauche de trois bandes ciliées formées chacune par l'association de plusieurs cinéties et parcouru sur le côté droit par une cinétie cilifère (membrane ondulante). Il est précédé ou non d'un vestibule. Cette disposition typique de la ciliature buccale est dite tétrahyménienne (l'exemple type étant le genre *Tetrahymena*). Elle se rencontre, plus ou moins modifiée et simplifiée, chez nombre d'Infusoires des ordres déjà décrits et des ordres suivants sans que l'on sache avec certitude si elle doit être considérée comme ancestrale (signe d'une évolution plus avancée) ou au contraire annonciatrice.

Ordre des Thigmotrichida

Ces Infusoires se caractérisent par une ciliature très réduite, voire nulle, et la présence de cils spécialisés qui leur permettent d'adhérer et de se fixer provisoirement sur un hôte. La bouche peut présenter une disposition tétrahyménienne, être remplacée par un suçoir, ou faire totalement défaut. Les Thigmotriches sont considérés comme les Holotriches les plus évolués ; ils sont parasites de Mollusques. Plusieurs espèces ont pour hôte la moule *(Mytilus edulis)* sur les branchies de laquelle elles se fixent.

Sous-classe des Peritrichia

Les Péritriches sont des Infusoires assez volumineux dont le corps massif affecte la forme d'une cloche, d'une toupie ou d'une bobine. La ciliature buccale est localisée au pôle apical, et dérivée de la disposition tétrahyménienne des Hyménostomes et des Thigmotriches. Une bande de membranelles adorales conduit en sens inverse des aiguilles d'une montre à la cavité buccale *(infundibulum)* correspondant en totalité ou en partie à un péristome. Les Péritriches peuvent être sessiles, et dans ce cas sont fixés par le pôle opposé à la cavité buccale, ou portés par un pédoncule contractile *(Vorticella)* ou non *(Epistylis)* ou par une loge pseudo-chitineuse *(Vaginola)*, ou enfin par une ventouse *(Trichodina)* ; dans ce cas l'adhésion n'est que temporaire et l'individu est mobile. On distingue ainsi deux groupes, les Sessiles et les Mobiles.

Les Péritriches Sessiles peuvent être solitaires *(Vorticella)* ou former des colonies arbusculaires *(Epistylis)*,

parfois planctoniques *(Zoothammium)*, qui sont alors fixées les unes aux autres. La division inégale (apparemment longitudinale) donne naissance à un individu qui se détache et, devenu libre, se meut grâce à un anneau ciliaire postérieur, seul vestige de la ciliature somatique, temporaire chez les Sessiles et permanent dans le cas des Mobiles. Ce stade nageur, dit *télotroche*, assure la propagation de l'espèce. Un individu entier peut également se transformer en télotroche (plus volumineuse). Après une brève phase de vie libre la télotroche se pose sur un substrat convenable et, dans le cas des Sessiles, la zone ciliaire reconstitue un pédoncule et perd ses cils. Le genre *Telotrochidium* n'est connu que sous cette forme, et sa reproduction, à cet état larvaire, peut être considérée comme un cas de néoténie. La conjugaison des Sessiles est un peu particulière : l'un des conjugants (macro-conjugant femelle) est un adulte complet, fixé, alors que son partenaire (micro-conjugant mâle) est libre, nageur et télotroche. La fusion est complète et il en résulte un seul syncaryon. Ce caractère particulier se retrouve dans le cas des Mobiles, ce qui semble bien indiquer que leur mobilité est secondaire et qu'ils dérivent de Péritriches Sessiles (par néoténie ?). Les Sessiles sont libres ou ectoparasites d'Arthropodes, les Mobiles sont ectoparasites (Poissons) ou endoparasites d'Amphibiens.

Sous-classe des Spirotrichia

A l'inverse des Péritriches la ciliature buccale des Spirotriches se dirige vers la bouche dans le sens des aiguilles d'une montre. La ciliature somatique varie d'importance suivant les ordres ; elle peut être homogène ou inexistante. La sous-classe des Spirotriches comprend cinq ordres.

Ordre des Heterotrichida

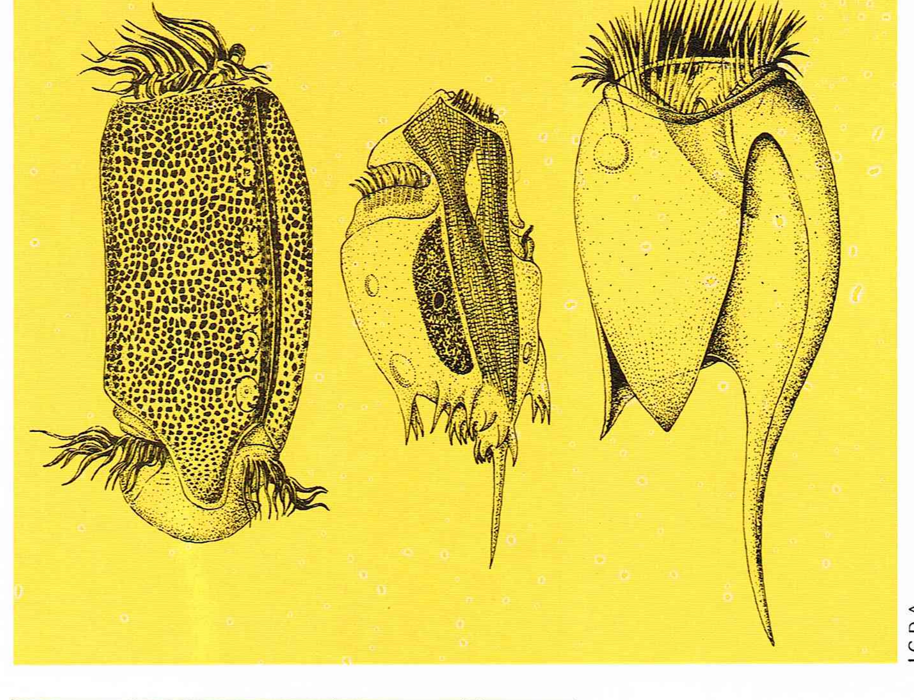
Cet ordre renferme les formes les plus simples, et possédant une ciliature homogène. On pourrait de ce fait penser qu'ils dérivent d'Holotriches mais également qu'ils constituent la souche d'ordres plus évolués. Certains genres de grande taille *(Stentor, Spirostomum)* ont été souvent employés dans les recherches de morphologie et de différenciation (régénération). Ils renferment souvent des Zoochlorelles ou des pigments, ce qui leur confère de très belles couleurs (vert, rose, bleu, jaune, etc.). *Bursaria, Metopus, Fabrea, Climacostum,* Infusoires parmi les plus connus, appartiennent à cet ordre.

Ordre des Oligotrichida

Les représentants de cet ordre sont de très petite taille (50-60 μ) et ont une forme sphérique. Leur ciliature somatique se réduit, lorsqu'elle n'est pas totalement nulle, à quelques cils rigides grâce auxquels l'organisme se déplace en effectuant des sortes de bonds, les membranelles adorales assurant la nage.

Ordre des Tintinnida

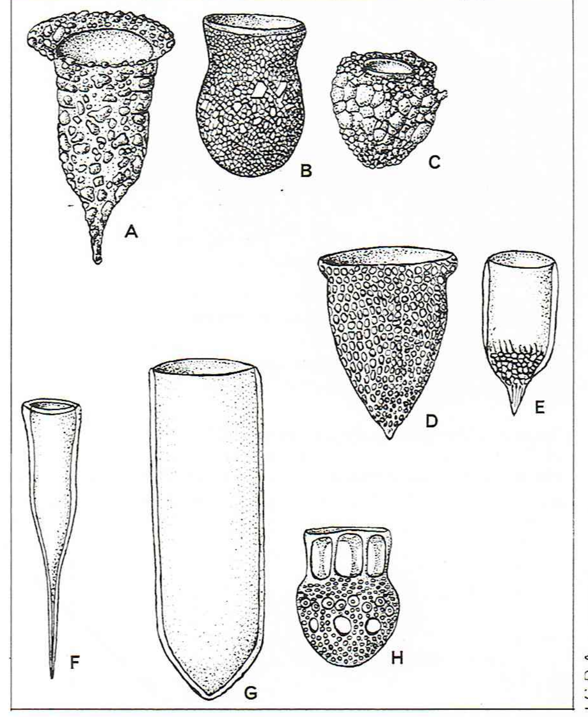
Les Tintinnides sont pour la plupart marins et pélagiques bien qu'ils soient logés dans une coque ; l'ornementation



I.G.D.A.



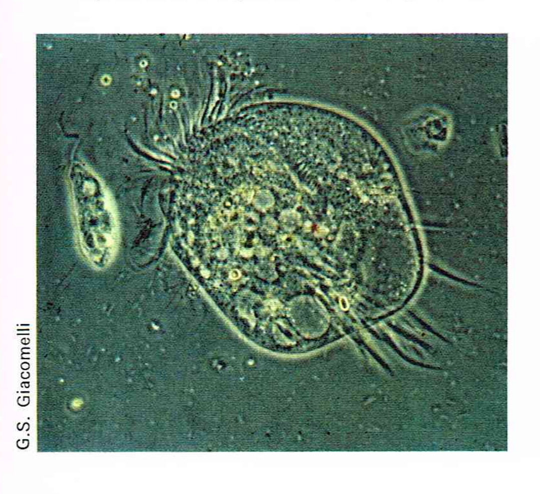
▲ ***Trois Ciliés Entodiniomorphes :*** ***à gauche,*** **Cycloposthium bipalmatum ;** ***au milieu,*** **Ophryoscolex caudatus ;** ***à droite,*** **Entodinium caudatum.**



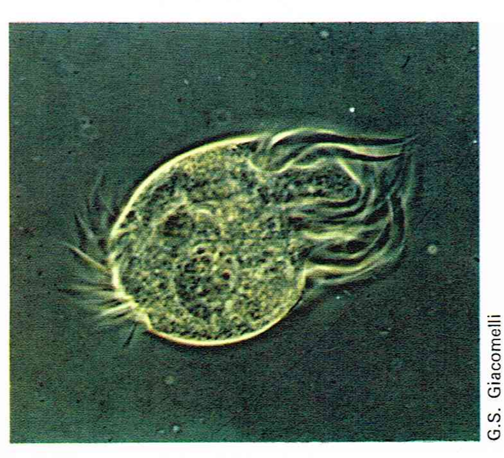
I.G.D.A.

◀ ***Les Ciliés Tintinnides sont logés dans une coque dont l'ornementation intervient pour la détermination des individus.***

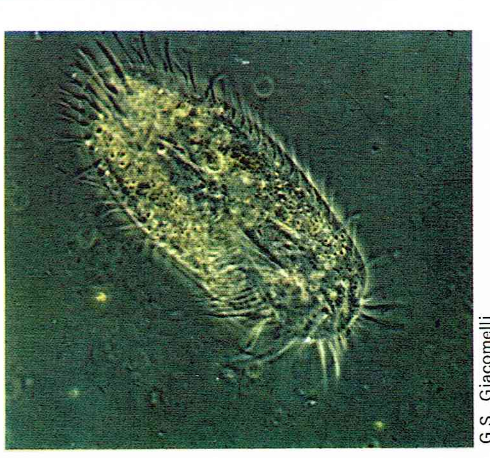
▼ ***Trois Ciliés Hypotriches photographiés*** **in vivo** ***: à gauche*** **Euplotes sp.** ***(× 100 × 2) ; au milieu*** **Uronychia sp.** ***(× 170 × 2) ; à droite*** **Stylonychia sp.** ***(× 170 × 2).***



G.S. Giacomelli

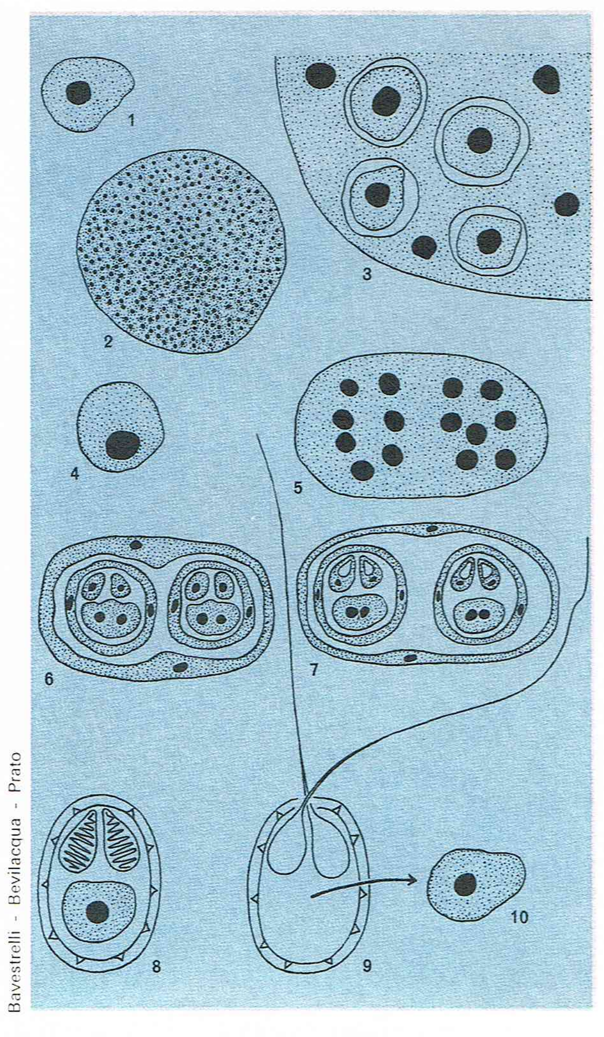


G.S. Giacomelli



G.S. Giacomelli

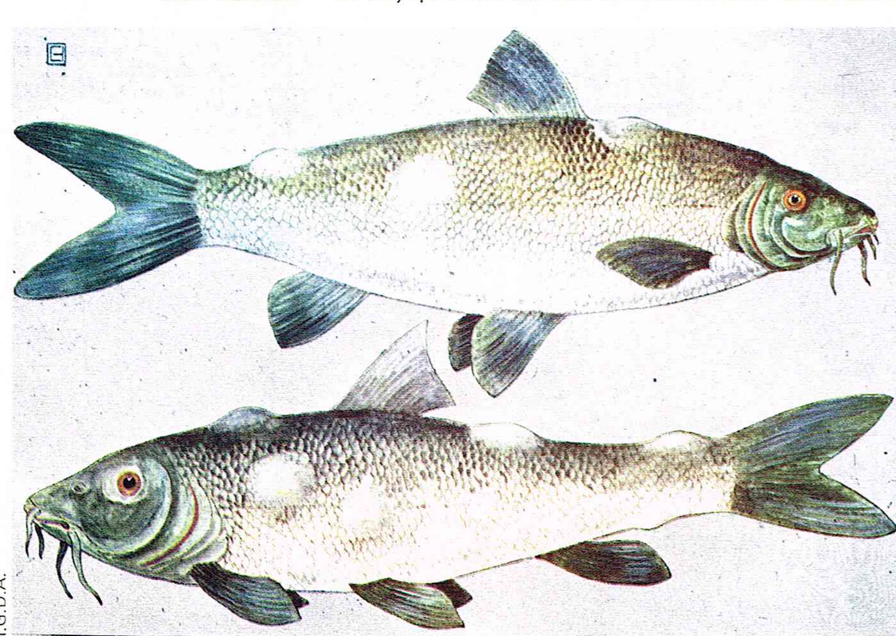
▶ *Cycle biologique de* Myxobolus pfeifferi, *Cnidosporidie parasite des Poissons d'eau douce; les numéros correspondent aux différentes phases du cycle.*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

de celle-ci intervient dans la détermination des espèces. Comme chez les précédents la nage est assurée par les membranelles adorales. Ils comptent parmi les rares Infusoires qui aient laissé des fossiles.

▼ *Barbues parasitées par* Myxobolus pfeifferi; *les sporoplasmes fixés dans les muscles de l'hôte entraînent la formation de kystes bien visibles.*


I.G.D.A.

Ordre des Entodiniomorphida

Chez les représentants de cet ordre la ciliature est réduite à une frange péribuccale de *syncils* (pinceau de cils) qui intervient dans la locomotion et l'alimentation *(Entodinium)*; peuvent lui être associées des membranelles destinées à assurer la propulsion et situées dorsalement *(Diplonidium)*, à la partie postérieure *(Cycloposthium)* ou disposées en hélice *(Ophryoscolex)*. La cuticule périphérique est ferme, résistante et indéformable (le cytoprocte est donc fixe). Les Entodiniomorphes sont tous des commensaux du tube digestif de Mammifères (herbivores, singes).

Ordre des Hypotrichida

Les Hypotriches sont aplatis dorso-ventralement, ce qui favorise le déplacement sur un substrat. La cuticule rigide conserve au corps cet aspect foliacé. La ciliature somatique conserve sur le dos quelques cils dont la fonction n'est probablement que sensorielle, en revanche la face ventrale est recouverte de cirres puissants qui assurent la locomotion de l'Animal, soit par bonds, soit en « marchant ». La ciliature buccale consiste en une large frange de membranelles adorales. Les Hypotriches sont considérés comme les Ciliés et peut-être les Protozoaires les plus évolués. *Euplotes* et *Stylonychia* sont les représentants les plus connus de l'ordre.

CNIDOSPORA

Les Cnidosporidies sont encore classés provisoirement parmi les Protozoaires mais ils s'en écartent sensiblement : ils ne présentent pas l'état unicellulaire à l'état végétatif. Le cycle en effet commence sous la forme d'un petit germe amiboïde, le sporoplasme, issu d'une spore infestante complexe et plurinucléée. Cette amœbule produit un plasmode étrange possédant plusieurs noyaux qui seront somatiques, périssables, et des noyaux particuliers, qui sont à l'origine de cellules germinales, rampant au sein du plasmode, et qui se différencieront en spores complexes dotées de plusieurs cellules : cellules valvaires pour l'enveloppe, polaires à filament urticant, et germinales, souvent binucléées.

Cet état très particulier fait de plus en plus considérer les Cnidosporidies comme un embranchement autonome.

Ordre des Microsporida

Les spores sont d'origine monocellulaire; le sporoplasme est uninucléé, le plasmode entièrement découpé en spores. Ce sont les plus « Protozoaires » du groupe : ex. *Nosema bombycis*, agent de la pébrine du ver à soie.

Ordre des Actinomyxida

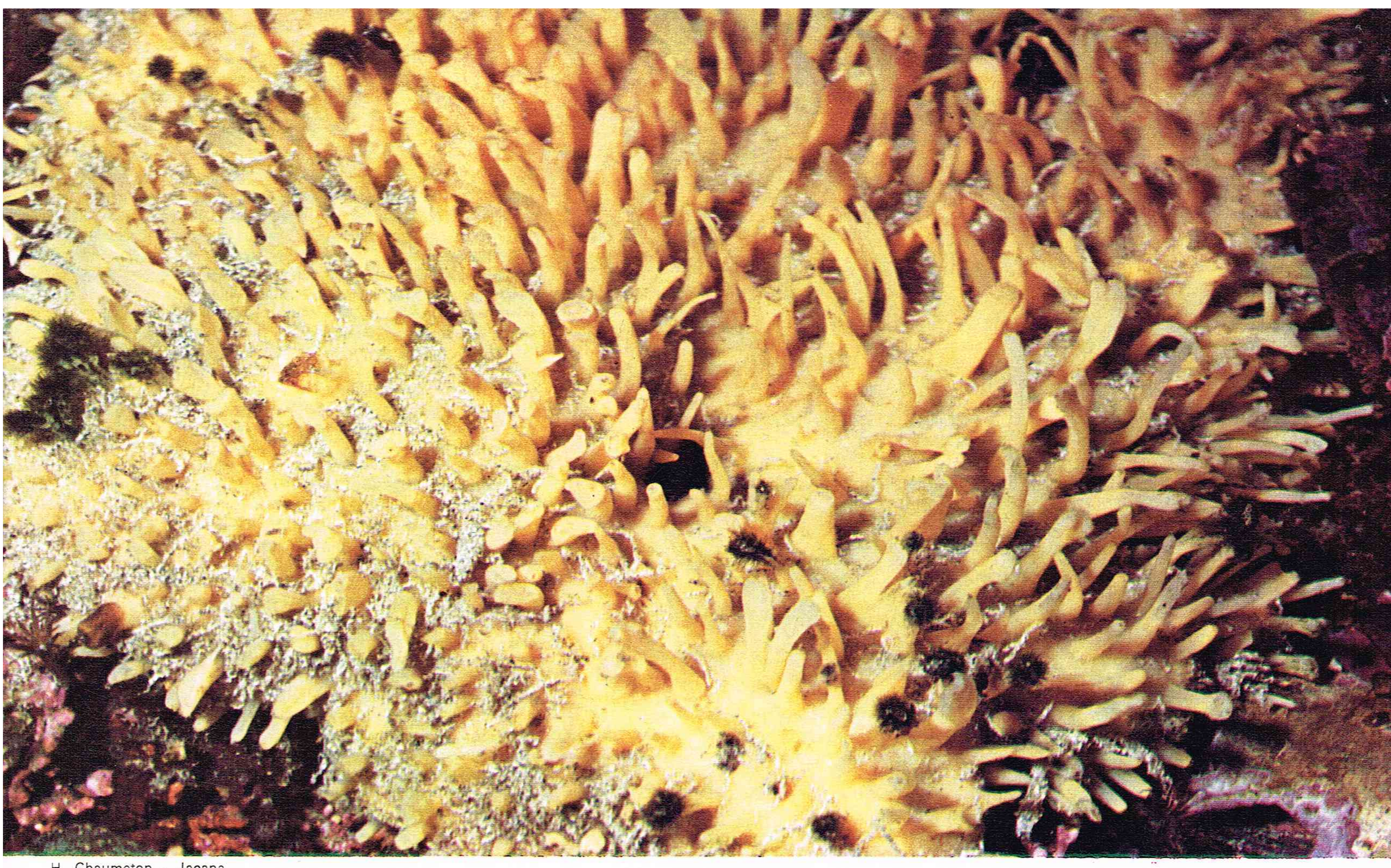
Chez les Actinomyxidies les spores ont une symétrie d'ordre trois. Ces Animaux sont parasites de Sipunculiens et d'Oligochètes d'eau douce *(Tubifex)*.

Ordre des Myxosporida

Chez les Myxosporidies les spores se forment par paires au sein du plasmode ou pansporoblaste. Il y a une ou plusieurs capsules polaires. Certains, tel *Myxobolus*, sont parasites des Poissons d'eau douce (*Barbus, Leuciscus*, etc.), d'autres de Poissons marins. La spore s'ouvre dans l'intestin de l'hôte, les filaments spiralés s'évaginent, le sporoplasme libéré va se fixer dans des muscles. L'évolution nucléaire est complexe, et le développement du parasite et la réaction tissulaire de l'hôte forment de volumineux kystes en hernies, très visibles.

BIBLIOGRAPHIE

GRASSÉ P. P., *Traité de zoologie*, t. 1, fasc. 1 et 2, Paris, 1952-1953. - GRELL K. J., *Protozoology*. Springer Verlag, 1973. - MAC-KINNON D. L., HAWES R. S., *An Introduction to the Study of Protozoa*. Oxford, 1961.
Périodiques : *Journal of Protozoology*. - *Protistologica*. C.N.R.S., Paris. - *L'année biologique*. Masson & Cie, Paris (depuis 1969). - *Archig. für Protisten Kunde*. Gustav Fischer. Verlag Iena.



H. Chaumeton - Jacana

LES SPONGIAIRES

On ignore généralement que les Spongiaires sont nombreux dans les eaux douces comme dans les océans, dans les eaux froides comme dans les mers chaudes et que les éponges de toilette naturelles sont des squelettes d'Animaux. On a longtemps considéré les Spongiaires comme des Végétaux et quand on a reconnu leur appartenance au règne animal il a fallu de nombreux débats pour clarifier leurs relations avec les autres embranchements.

On classe les Spongiaires au sein des Métazoaires, comme tous les autres Animaux multicellulaires, en dépit d'une organisation anatomique assez originale et des particularités de leur développement qui avaient incité certains zoologistes à isoler les Spongiaires dans un sous-règne des Parazoaires. La classification générale des Spongiaires repose sur la nature et la structure des éléments du squelette. On distingue ainsi trois classes : les Calcisponges ou Calcaires, à spicules de carbonate de calcium, les Hexactinellides, à spicules siliceux de structure triaxiale, et les Démosponges, à spicules siliceux de structure monaxiale et souvent riches en fibres scléroprotéiques : collagène et spongine.

Organisation générale

Le système anatomique le plus simple, connu sous les noms d'*olynthus* ou d'*ascon,* est un sac ou un tube creux s'ouvrant à l'une de ses extrémités par un orifice, l'*oscule*. La paroi est percée par de nombreux canalicules dont l'ouverture externe est appelée *ostiole* ou pore. La cavité centrale, que limitent des cellules à flagelles appelées *choanocytes*, est parcourue par un courant d'eau qui pénètre dans l'Éponge par les ostioles et en sort par l'oscule. L'ouverture principale de l'olynthus fonctionne donc comme un anus et non comme une bouche. Le flux d'eau apporte les aliments qui seront capturés puis absorbés par les choanocytes, lesquels jouent le rôle de cellules digestives et assurent par le battement de leurs flagelles la circulation de l'eau dans l'Éponge. La paroi de l'olynthus est mince et constituée par une couche de cellules externes aplaties, les *pinacocytes,* et par la couche interne de choanocytes. Les deux couches se rejoignent à la face interne de l'oscule. Elles sont séparées dans la paroi par une substance intercellulaire où peuvent circuler des cellules mobiles, parmi lesquelles des phagocytes, des fibrocytes et des sclérocytes qui produisent les spicules. Cette organisation simple caractérise quelques Éponges à squelette calcaire existant actuellement. Mais chez la plupart des Spongiaires elle est plus complexe, dite de *type leuconoïde,* et elle est la conséquence d'une augmentation considérable du volume de l'espace intérieur compris entre les deux feuillets. Il en résulte la fragmentation de la cavité centrale primitive de l'olynthus en de très nombreuses cavités sphériques bordées de choanocytes et le développement d'un système complexe de canaux aquifères bordés de pinacocytes; les uns, inhalants, conduisent l'eau des ostioles aux chambres choanocytaires, les autres, exhalants, convergent vers l'oscule en collectant l'eau provenant des chambres. Il y a aussi prolifération des cellules mobiles et production accrue de fibres intercellulaires et de spicules.

Morphologie

Aquatiques et très généralement marines, fixées dès la métamorphose, les Éponges sont souvent considérées à tort comme des individus amorphes et sujets à d'importantes variations morphologiques. Il est vrai que certaines espèces offrent une série de formes individuelles dont il est possible de définir les limites et que beaucoup d'autres se modèlent sur le substrat qu'elles occupent, présentant ainsi un polymorphisme apparent. Mais la très grande majorité des Spongiaires a une forme relativement constante qui répond souvent aux conditions écologiques auxquelles ils sont soumis et à laquelle correspond une organisation anatomique et squelettique adaptée.

Sans la contrainte d'un squelette externe, soutenue en fonction de la taille par une charpente interne susceptible de fermeté, mais aussi de souplesse d'articulation et de transformation, dépourvue d'organes mais s'organisant globalement par migrations cellulaires, l'Éponge

▲ Les Spongiaires (ici,* Polymastia mamillaris) *ont été pendant longtemps considérés comme des Végétaux; en fait, il s'agit d'Animaux pluricellulaires sans organes différenciés, munis d'orifices inhalants et exhalants permettant la circulation de l'eau qui véhicule les très fines particules nutritives.

EMBRANCHEMENTS DES SPONGIAIRES

Classe des Calcisponges ou Éponges Calcaires

ordres : Homocœles
Hétérocœles
Pharétronides

Classe des Hexactinellides

ordres : Amphidiscophores
Hexastérophores

Classe des Démosponges

Sous-classe des Homosclérophorides
Sous-classe des Tétractinomorphes
ordres : Astrophorida
Spirophorida
Desmophorida
Hadromerida
Axinellida
Sous-classe des Céractinomorphes
ordres : Poecilosclerida
Halicondrida
Haplosclerida
Dictyoceratida
Dendroceratida

peut prendre la forme la plus complexe en conservant un système anatomique relativement simple.

Les dimensions des Spongiaires sont très variées; les individus les plus grands appartiennent en général à la classe des Démosponges et les plus massifs aux classes des Démosponges et des Hexactinellides. Contrairement à ce qu'on pouvait imaginer, on n'observe pas corrélativement de spécialisation anatomique ou squelettique. La présence d'une région périphérique plus solide (en écorce ou en croûte) n'est pas particulière à ces Éponges massives et la charpente squelettique n'est pas obligatoirement adaptée au développement pondéral. Chez certains Démosponges de très grand poids, les spicules restent entremêlés, sans lien organique; la fermeté de l'Éponge est alors due au développement du collagène intercellulaire. Parmi les plus grandes Éponges connues figurent *Poterion neptuni* (Hardwicke), ou coupe de Neptune, *Spheciospongia vesparia* (Lam.), *Petrosia testudinaria* (Lam.), *Asconema setubalense* (S. Kent), *Geodia rex* (Dendy), *Spongia officinalis* (L.), *Mycale bellabellensis* (Lambe), etc., qui atteignent fréquemment 30 à 90 cm de diamètre ou d'envergure et parfois même 1 à 2 m. Ni les mers froides ni les eaux tropicales n'hébergent exclusivement les espèces de grande taille. Il semble cependant que les eaux assez calmes et sans turbulence des plaines abyssales, par exemple, favorisent le développement de la taille. Les Éponges Calcaires sont en général de petite taille (elles dépassent rarement 50 mm de long) ; les Hexactinellides, en revanche, le sont rarement. Les autres mesurent fréquemment de 100 à 200 mm d'envergure et forment parfois des masses importantes, que la drague arrache par fragments. Beaucoup d'Éponges encroûtantes n'ont que 1 mm d'épaisseur et ne couvrent que 1 ou 2 cm^2. D'autres, revêtantes et aussi minces, s'étalent sur de très larges surfaces. Des variations saisonnières et annuelles de la taille peuvent être observées chez les espèces côtières soumises au régime des marées. La croissance comme l'involution peuvent être très rapides et les dimensions maximales observées sont liées soit aux limites du substrat, soit aux conditions écologiques locales.

La maturité sexuelle est atteinte simultanément par tous les individus et n'est pas liée à une taille minimale.

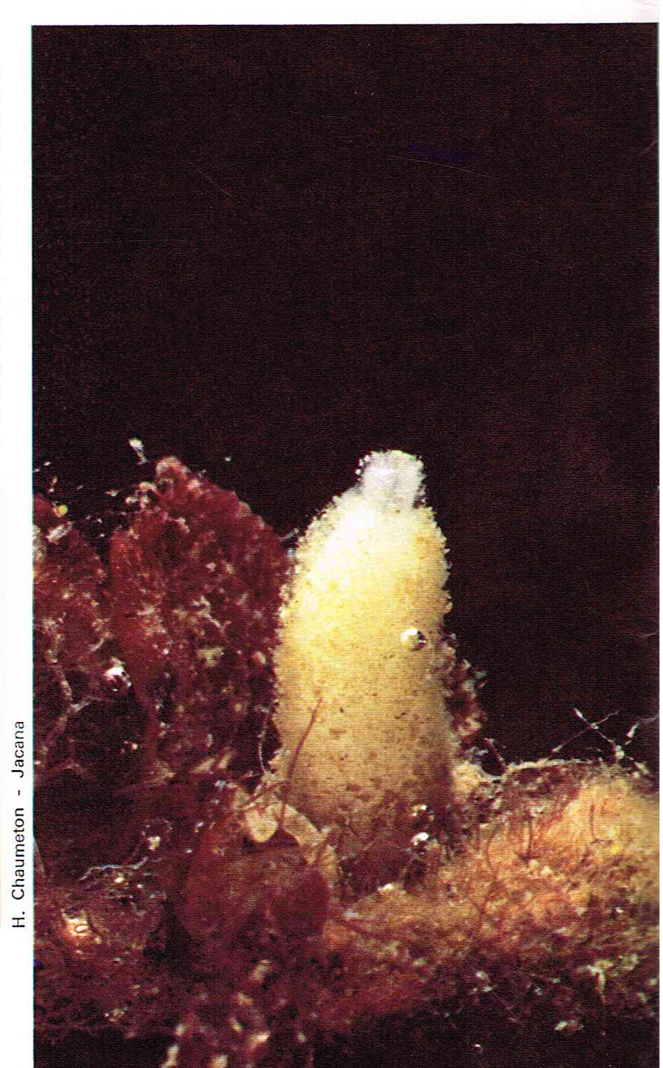
Les Éponges Calcaires *(Leucosolenia, Clathrina)* construites sur le type olynthus sont des tubes simples, aplatis ou dressés, ramifiés ou anastomosés, ce qui leur permet d'atteindre quelques centimètres de haut. La forme en vase à col étroit, à vaste cavité centrale, dérivée du type primitif est fréquente chez les Calcaires (*Sycon* par exemple), mais aussi chez les Hexactinellides malgré l'épaisseur de leurs parois et leur grande taille. Cette forme est liée à l'*anatomie syconoïde* (cavité centrale plissée). Les structures asconoïdes et syconoïdes conditionnent la morphologie de l'Éponge et en limitent les variations possibles et donc les possibilités adaptatives. Au contraire, la mise en place postlarvaire immédiate de chambres choanocytaires séparées donne à l'Éponge une liberté morphologique considérable. Le système aquifère leuconoïde et le squelette s'adaptent alors à la meilleure forme de croissance pour répondre aux exigences du milieu ; il en résulte l'apparition d'une série de types

▶ **Sycon,** ***Éponge Calcaire en forme de vase à col étroit, présente une vaste cavité centrale plissée (type syconoïde).***

▼ ***Types fondamentaux d'organisation des Spongiaires : A, type asconoïde (le plus simple); B, type syconoïde; C, type leuconoïde; les flèches indiquent le sens du courant d'eau.***

A B C

I.G.D.A.



H. Chaumeton - Jacana

morphologiques entre lesquels les intermédiaires sont nombreux et qui comprennent beaucoup de variantes.

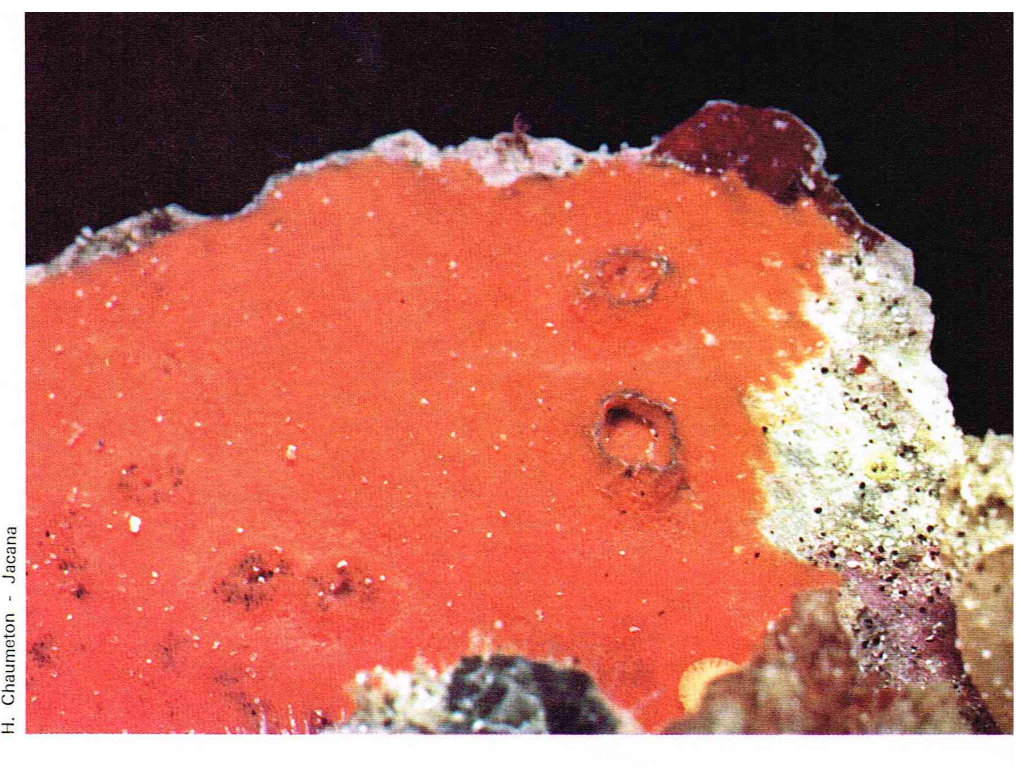
Les Éponges encroûtantes sont liées au substrat par la totalité de leur surface inférieure, de dimension comparable à celle de la face supérieure libre. La fixation est assurée ou renforcée par la spongine basale et les spicules, nombreux et plantés perpendiculairement dans le support. La croissance périphérique est dirigée et limitée par la nature du substrat. Les Démosponges encroûtants sont très nombreux et répandus sur tous les supports solides : rochers, cailloux, coquilles, madrépores, scories, Algues calcaires, etc.

Les Éponges revêtantes couvrent le support sans y adhérer aussi étroitement que les précédentes. Les points de fixation sont espacés et les espèces à croissance rapide forment des voiles ou des plaques épaisses susceptibles de recouvrir d'autres organismes, même de grande taille, comme certains Mollusques, Ascidies, Bryozoaires ou Algues déjà fixés sur les rochers.

Chez les Éponges massives, dont il existe une grande variété de formes, la croissance est souvent très irrégulière. Après passage par un stade encroûtant, beaucoup de Démosponges et de Calcaires constituent des masses à face supérieure convexe, se subdivisant partiellement en gros lobes ou en digitations inégales ou se prolongeant en papilles. Les charpentes de ces Éponges sont de tous les types connus; elles peuvent être radiaires chez certaines Éponges massives subsphériques dont la base de fixation est réduite.

Les Éponges dressées sont également très abondantes et solidement liées au support par une sole de fixation. Les plus caractéristiques sont en tiges simples ou ramifiées avec un squelette axial radiaire ou réticulaire souvent renforcé par de la spongine. Chez les formes pédonculées, la longue tige de fixation, dépourvue de choanocytes, est fortement charpentée et se prolonge brusquement ou progressivement en une masse distale, en massue ou en chapeau (*Caulophacus, Stylocordyla,* etc.). Les rameaux restent isolés ou s'anastomosent irrégulièrement, ce qui constitue des formes en touffes ou arbusculaires. Il arrive que la ramification se fasse dans un plan et il en résulte des Éponges en éventail ou en grillage. Les Éponges dressées sont souvent foliacées ou flabellées; les feuilles ou les lames se constituent directement ou proviennent de la fusion de rameaux voisins et situés dans le même plan; elles peuvent aussi dériver de la croissance foliacée d'une tige cylindrique primitive qui subsiste comme tige de fixation. Les Éponges foliacées sont parfois courbées et les deux extrémités sont susceptibles de se souder pour former un cornet ou un vase à large ouverture. D'autres espèces dressées sont creusées d'une cavité axiale qui occupe quelquefois un volume considérable et s'ouvre au sommet par une large ouverture; ces Éponges tubulaires sont simples ou formées de plusieurs tubes concrescents qui se développent à partir d'une région proximale massive commune. Quelques espèces massives, surtout intertidales, placées dans une situation locale favorable, forment des digitations, des cordons ou des tubes, mais sont toujours identifiables, malgré ces variantes, grâce à d'autres caractères externes tels que la position et les dimensions des ouvertures, l'état de la surface, la consistance et la couleur.

L'organisation anatomique typique des Spongiaires exige la présence d'ouvertures inhalantes *(ostioles)* et exhalantes *(oscules)* qui sont reliées entre elles par le système des canaux aquifères et les chambres choanocytaires. L'examen de la disposition de ces orifices à la surface de l'Éponge donne des indications utiles sur le mécanisme de la circulation de l'eau et sur la localisation écologique. Dans l'Éponge Calcaire primitive en tube ou en vase, l'oscule correspond à une des extrémités du tube ou se situe au sommet du vase. Les ostioles toujours nombreux sont distribués sur toute la surface de l'Éponge, à l'exception cependant de la zone de fixation. Chez les autres Éponges, la répartition des ostioles est très fréquemment uniforme, mais le nombre des oscules est variable et n'est pas forcément lié à la taille de l'Éponge. On peut en compter un seul ou plusieurs dizaines; chez certaines espèces encroûtantes, il peut y en avoir plus d'une douzaine. L'espacement des oscules est assez caractéristique pour chaque espèce et correspond à une organisation précise du système aquifère exhalant. La plupart des oscules mesurent de 1 à 5 mm de diamètre, mais il en existe de plus larges, de 5 à 15 mm, surtout dans les Éponges tubulaires. Dans certains cas, les ostioles comme les oscules n'existent que sur une portion restreinte de la surface, que l'on désigne alors sous le nom d'aire ostiolaire et d'aire osculaire. Dans les zones qui leur sont propres, plusieurs ostioles peuvent former un crible ostiolaire qui conduit l'eau dans une cavité inhalante commune. Les Éponges foliacées ont parfois une face ostiolaire et une face osculaire et l'eau traverse ainsi la feuille d'une face à l'autre; cette disposition est liée aux conditions hydrodynamiques locales. Les ostioles et les oscules peuvent encore être situés sur des prolongements, mamelons, papilles ou digitations de la face apicale. C'est notamment ce qui existe chez les Éponges qui vivent enfoncées dans le sédiment qui les recouvre presque en totalité ou qui habitent des galeries dans des



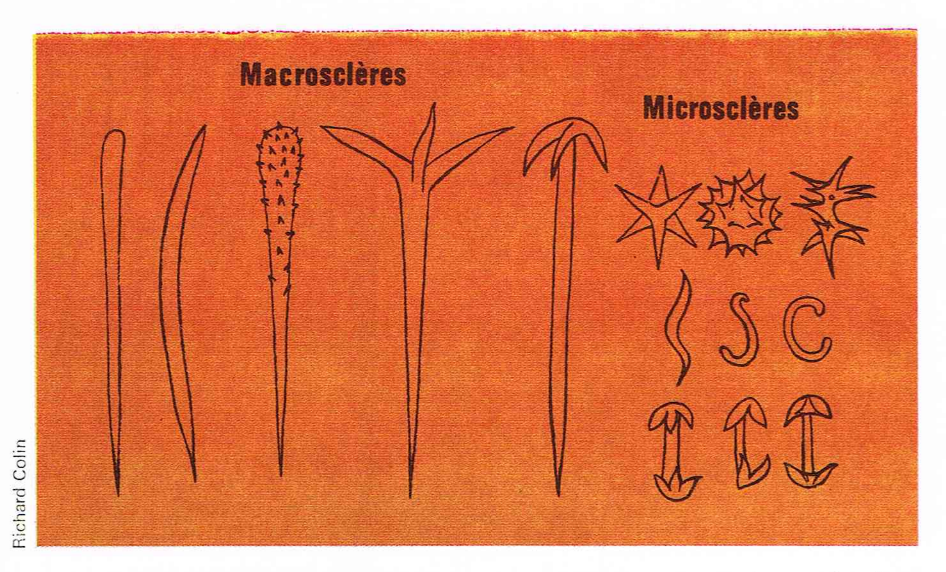
H. Chaumeton - Jacana

▲ *De nombreuses Éponges, comme* **Microciona atrasanguinea,** *peuvent s'étaler sur le substrat et recouvrir des surfaces plus ou moins importantes.*



D. Faulkner

▼ **Xestospongia muta,** *une Éponge des côtes des Antilles; l'oscule est bien visible.*



▲ *Les Spongiaires, à l'exception des Démosponges à fibre de spongine, sont soutenus par un squelette formé par l'association de spicules calcaires ou siliceux présentant des formes caractéristiques.*

substrats calcaires qu'elles peuvent avoir creusés elles-mêmes. Certaines papilles sont osculaires et d'autres sont ostiolaires.

L'état de la surface de l'Éponge dépend en grande partie de l'organisation du squelette et du système aquifère. Un très grand nombre de Spongiaires n'ont pas de chambres choanocytaires dans leur région périphérique, ou *ectosome,* qui peut être une fine membrane transparente non soutenue par une charpente spiculaire ou encore une couche plus ou moins épaisse où les spicules sont abondants. Par ailleurs les différents types de charpente squelettique se terminent à la surface de l'Éponge soit en spicules isolés ou en faisceaux, soit encore en fibres spiculaires ou cornées avec ou sans inclusions solides. La combinaison de tous ces éléments superficiels donne une série de types de surfaces. La surface lisse est fréquente lorsqu'il existe une membrane ectosomique dépourvue de spicules ou si ces derniers sont tangentiels et recouvrent les canaux aquifères sous-ectosomiques, et quand l'extrémité des spicules du squelette principal n'atteint pas la surface. La membrane ectosomique est alors facilement détachable du reste de l'Éponge. La surface est hispide lorsque les spicules font saillie hors de l'Éponge, soit qu'ils se dressent au hasard, soit qu'ils constituent une palissade périphérique ou qu'ils représentent l'extrémité des faisceaux ou des fibres ascendantes (*Axinellides, Clathria, Tetilla, Pheronema,* etc.). L'espacement des spicules dressés et leur longueur déterminent plusieurs types d'hispidations et confèrent à la surface une texture caractéristique. La protection des ostioles et des oscules contre une sédimentation excessive est parfois assurée par une hispidation élevée et par la présence de spicules spéciaux. Enfin, la surface est conulaire lorsque la charpente principale est fibreuse. L'ectosome est alors tendu comme une toile entre les extrémités des fibres et les recouvre en formant des conules simples ou même ramifiés, obtus ou épineux; dans ce cas, les ostioles sont alors dispersés dans des dépressions alvéolaires entre ceux-ci. Très fréquemment, de grands canaux exhalants s'étendent tangentiellement sous la surface avant de confluer près des oscules, de telle sorte qu'on peut les apercevoir par transparence à travers l'ectosome. On observe alors une mosaïque de territoires hispides en relief et de territoires lisses sous forme de sillons ou de dépressions.

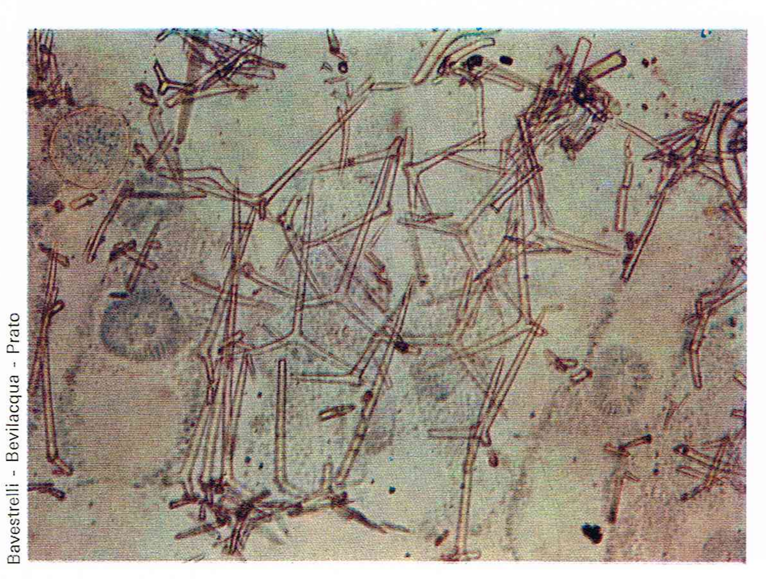
La consistance des Éponges est très variable. Elle dépend de la nature du squelette, du nombre des spicules, de leur position et de la proportion relative de leurs différents types, de la masse de collagène et de spongine, enfin de la présence de sécrétions cellulaires particulières. Les espèces dépourvues de spongine et dont l'ectosome est mince sont les plus fragiles, exception faite de rares Éponges sans squelette *(Oscarella)* auxquelles une cuticule confère néanmoins une certaine résistance. L'absence de spongine exclut l'élasticité, mais non la dureté, qui est due chez ces espèces à une disposition spéciale des spicules *(Petrosia)* ou au développement d'un ectosome riche en collagène ou en petits spicules *(Tethya, Geodia)*. Certaines Éponges, quelle que soit leur consistance, sont gluantes ou visqueuses, glissent dans les mains ou collent aux doigts, et ces propriétés particulières sont causées par des sécrétions de cellules spécialisées *(Desmacidon fruticosum, Haliclona viscosa, Halisarca)*.

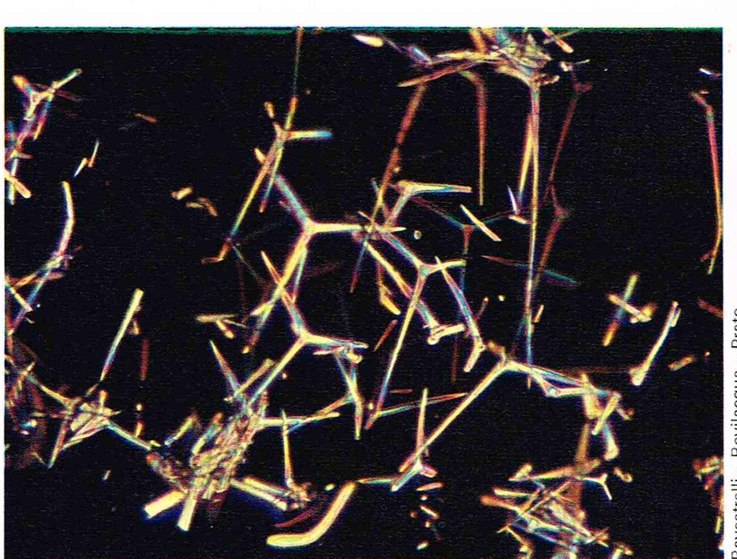
La couleur des Éponges est souvent vive, notamment celle des Démosponges. Mais, en majorité, les Calcaires sont de teinte blanche ou brunâtre et la plupart des Hexactinellides sont blanc grisâtre. Des pigments colorent les Démosponges en gris, brun violacé, mais surtout en jaune ou orangé. Les Éponges cornées sont noires ou grises, d'autres sont colorées en pourpre ou jaune. Des sels métalliques (fer) peuvent altérer la couleur typique; de même la présence d'Algues ou de Bactéries symbiontes donne à certaines Éponges des teintes anormales, vert, violet, rouge ou bleu, alors qu'elles sont naturellement jaunes ou grises.

Nutrition et circulation de l'eau

L'eau qui recouvre la totalité de l'Éponge y pénètre par les ostioles et en ressort par les oscules. Le courant d'entrée est difficile à mesurer en raison du petit diamètre des ostioles. Mais la vitesse du courant de sortie a été calculée au niveau de l'oscule. Elle est de l'ordre de 5 à 15 mm/s, plus faible à l'intérieur des chambres choanocytaires où s'effectue la filtration. Les particules d'une taille supérieure à 0,05 mm pénètrent rarement au travers des ostioles; c'est pourquoi l'eau absorbée contient surtout des substances organiques dissoutes et de très fines particules. Les matières organiques sont absorbées par les choano-

▼ *Spicules appartenant à l'Éponge Calcaire* **Grantia compressa,** *photographiés en lumière normale, à gauche, et en lumière polarisée, à droite.*





Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

cytes qui en transmettent une partie aux autres cellules de l'Éponge par l'intermédiaire de celles qui sont mobiles. On ne connaît encore presque rien des mécanismes de la nutrition. Beaucoup d'Éponges abritent des populations de Bactéries symbiontes qui doivent participer à leur équilibre nutritionnel. Les Spongiaires sont les rares organismes capables de se nourrir de particules organiques aussi fines; la plupart des autres filtreurs absorbent de petites proies vivantes ou des particules de plus grandes dimensions. Contrairement à ce que l'on pensait, la circulation de l'eau n'est pas toujours régulière et continue. Elle peut s'interrompre et même cesser pendant plusieurs heures. La signification physiologique de ce phénomène n'est pas élucidée, et certains mécanismes de la régulation de la circulation d'eau sont encore mal connus. Des sphincters présents autour des orifices et dans certaines zones inhalantes sont composés de cellules contractiles dont l'activité est coordonnée. De temps en temps, l'Éponge entière peut se contracter.

Reproduction

Reproduction sexuée. Les Spongiaires ont une reproduction sexuée et beaucoup d'Éponges sont hermaphrodites. La période de reproduction dure quelques semaines chez la plupart des espèces; elle est liée de façon encore incomprise à la température de l'eau (température permissive), mais d'autres facteurs interviennent sans doute dans le déterminisme de la stimulation goniale. Très souvent les températures permissives sont élevées et les Éponges se reproduisent au cours de l'été boréal ou austral.

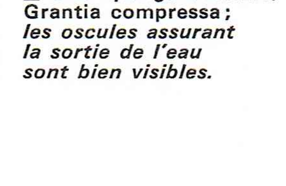
Chez les Calcaires Hétérocœles, la segmentation de l'œuf donne une blastula (stade de développement de l'œuf présentant autour d'une cavité, dite cavité de segmentation, une seule assise de cellules) bipolaire dont la paroi cellulaire effectue un retournement en doigt de gant avec inversion des surfaces. Après ce phénomène, la moitié formée de petites cellules flagellées sera l'hémisphère antérieur de la larve mobile, l'hémisphère postérieur étant composé de grosses cellules peu nombreuses. La cavité centrale est réduite. Libérée à travers un oscule, la larve nage en spirale; sa vie mobile est courte (de quelques heures à quelques jours). Ensuite elle se pose puis se fixe sur un substrat par l'hémisphère antérieur et s'aplatit très rapidement; les cellules antérieures flagellées sont alors recouvertes par de grosses cellules postérieures. Cette vésicule aplatie à double paroi préfigure l'Éponge. Les cellules internes flagellées sont à l'origine des choanocytes. Celles de la périphérie donneront les pinacocytes et les cellules mobiles. Le mode de développement est semblable chez les Démosponges Homoscléropborides, où la larve est également du type amphiblastula, à large cavité centrale.

Chez les autres Spongiaires dont le développement est connu, l'œuf, après segmentation égale ou très inégale, évolue en un embryon plein dont les cellules devenues périphériques acquièrent une ciliature et enferment un massif interne de cellules riches en vitellus dont la différenciation s'effectue progressivement. Chez les espèces incubantes, la larve, appelée *parenchymella* au moment de l'éclosion, est donc l'homologue d'une amphiblastula, à ceci près que l'épithélium locomoteur larvaire cilié enferme totalement ou presque (pôle postérieur découvert) le massif des futures cellules mobiles et pinacocytes au lieu de constituer l'hémisphère antérieur. Chez les espèces ovipares, la parenchymella est très peu différenciée et les embryons sont agglomérés par du mucus. La métamorphose, qui débute lors de la fixation de la larve au substrat, est donc caractérisée par la mise en place des deux groupes cellulaires dont l'évolution vient d'être signalée. Mais la morphogenèse de l'Éponge est surtout marquée par l'organisation du système aquifère jusqu'à sa mise en fonction et à l'ouverture de l'oscule primaire. Au cours d'une première phase se forme une enveloppe de pinacocytes très plats qui isole les autres cellules du milieu extérieur. Puis se différencient celles de l'intérieur et les choanocytes qui constituent les chambres flagellées en même temps que se creusent les lacunes puis les canaux aquifères et que s'ouvrent ostioles et oscules.

Chez les Spongillides d'eau douce, l'épithélium cilié de la larve est entièrement phagocyté pendant la métamorphose, et les choanocytes sont issus de cellules internes de l'embryon. Chez la plupart des Démosponges, une partie, parfois notable, des cellules ciliées est phagocytée; les autres sont les ancêtres des choanocytes.



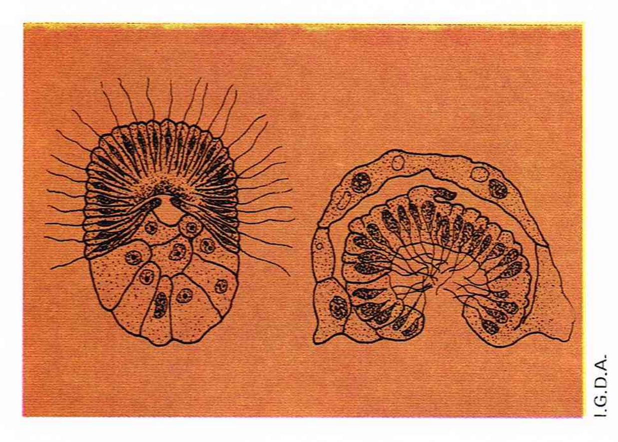
H. Chaumeton - Jacana



▲ *Une Éponge Calcaire,* **Grantia compressa;** *les oscules assurant la sortie de l'eau sont bien visibles.*

La croissance des Éponges est mal connue. Certaines espèces de la zone intertidale sont annuelles et ont une croissance rapide qui précède généralement une phase sexuée; après métamorphose, elles se développent alors très lentement. Il semble que, chez la plupart des Éponges, la durée de vie soit extrêmement longue et que les périodes de croissance se succèdent suivant des rythmes climatiques inconnus. Les marques de croissance sont rares, mais dans certains cas le squelette des parties anciennes est plus dense et plus altéré que dans les parties jeunes. Les Éponges d'une même espèce peuvent fusionner; malheureusement l'approche génétique du phénomène reste impossible.

Reproduction asexuée. Chez diverses Éponges marines, on observe la formation de *sorites* ou de *gemmules* (sortes de globules de 1 à 2 mm de diamètre). Les sorites de *Tethya* et de *Mycale* sont de petits fragments d'Éponge portés par une expansion en saillie d'un faisceau spiculaire de l'Éponge mère. Elles renferment toutes les catégories cellulaires ou presque et parfois une forte concentration d'archæocytes et peu de choanocytes. Les gemmules des *Suberites,* des *Ficulina,* etc., sont disposées en tapis entre l'Éponge et le substrat. Elles sont entourées



I.G.D.A.

◀ *Chez les Calcaires Hétérocœles (ici* **Sycon**), *la segmentation de l'œuf donne une larve amphiblastula à petite cavité centrale et à pôle antérieur formé de cellules flagellées (à gauche); cette larve se fixe par le pôle antérieur, s'aplatit et les cellules postérieures recouvrent les cellules flagellées qui donneront les choanocytes (à droite).*

H. Chaumeton - Jacana

▲ *Un Hexactinellide,* **Pheronema grayi.**

▼ *Une espèce de Démosponge,* **Stelligera stuposa.**

d'une coque résistante et contiennent surtout des cellules chargées de réserves (archæocytes gemmulaires). Chez les Éponges d'eau douce, la gemmulation est devenue un phénomène de grande importance écologique et certaines Spongillides produisent des milliers de gemmules généralement composées d'archæocytes binucléés, à plaquettes vitellines (ARN-glycogène-protéines) et entourées d'une coque pneumatique; leur germination se déroulera plusieurs mois plus tard. La gemmulation est un phénomène complexe qui concerne toute l'Éponge. Les archæocytes gemmulaires se développent par phagocytose de nombreux trophocytes et constituent des agrégats après migration dans l'Éponge. L'école de Bruxelles a étudié en détail le mécanisme de la gemmulation, qui survient en été et en automne, et celui de la germination, qui se déroule au printemps. Celle-ci se caractérise par l'ouverture de la gemmule et la différenciation progressive des archæocytes qui forment une Éponge suivant un processus très semblable à celui du développement postlarvaire.



H. Chaumeton - Jacana

L'amputation ou la section d'une Éponge en plusieurs fragments est suivie rapidement de la cicatrisation. Cette propriété a été utilisée par certains promoteurs de la spongiculture. Des fragments d'éponge de toilette taillés en forme sphérique sont suspendus en collier sur des fils ou des cordages : chaque fragment cicatrise puis reprend sa croissance. Il est possible de préparer ainsi d'assez nombreux « noyaux » de culture à partir d'un spécimen récolté sur le terrain.

Les cellules des Éponges peuvent être séparées aisément par diverses techniques mécaniques et chimiques; après sédimentation, elles se réassocient en formant de petits agrégats sphérulaires dont la plupart, en s'étalant sur le support, reconstituent chacun une petite Éponge fonctionnelle. Cette remarquable capacité de dissociation et de réassociation montre que l'intégration des cellules de l'Éponge en un organisme est relativement faible. L'Éponge sert de matériel d'étude pour les recherches sur l'agrégation et l'adhésivité cellulaire. On a pu mettre en évidence le rôle indispensable du calcium, la plus ou moins grande spécificité des polysaccharides de surface ainsi que la présence d'un facteur protéique d'agrégation. Des essais de reconstitutions hérétospécifiques et de chimères bispécifiques ont montré qu'en dépit d'une tolérance apparente plus ou moins longue pendant les premières phases, les cellules de chacune des espèces en présence se séparent et constituent des Éponges distinctes. Le déroulement de la morphogenèse après la réagrégation cellulaire et la formation de sphérules est identique à la morphogenèse postlarvaire dès lors que la sphérule commence à s'étaler sur le support.

Distribution géographique et écologie

Les Éponges marines ont été trouvées dans tous les océans et dans toutes les mers, depuis la zone intertidale jusqu'au fond des fosses abyssales et hadales. Elles constituent d'importantes populations et représentent un des éléments essentiels de la faune benthique sessile. Bien qu'il soit difficile d'apprécier toutes les descriptions spécifiques, on peut considérer qu'il existe plus de cinq mille espèces d'Éponges. On en dénombre environ deux

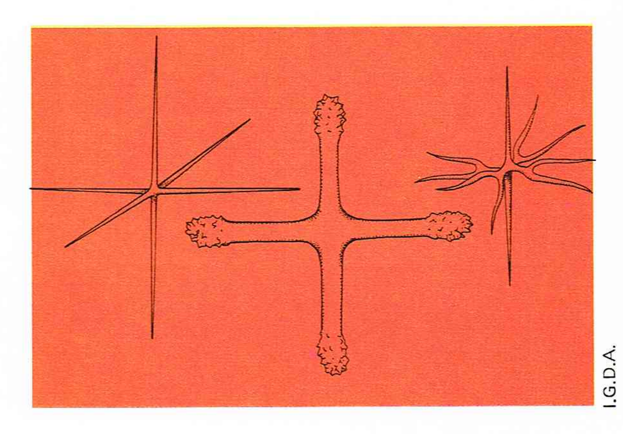
cent cinquante dans la Manche et trois cents dans la Méditerranée, et chaque province géographique en compte un nombre équivalent. Les Éponges Calcaires habitent surtout les eaux fraîches et tempérées, à de faibles profondeurs. Les Éponges cornées sont particulièrement abondantes dans les eaux chaudes et peu profondes. Dans les régions bathyales et abyssales dominent les Hexactinellides et certains Démosponges adaptés à la vie sur les fonds meubles, où ils s'ancrent par un pédoncule de spicules. La spongine est particulièrement abondante chez les individus qui vivent dans les eaux de température élevée (de 20 à 30°) et se réduit à des plaques basales ou à des nœuds périspiculaires chez les espèces d'eau fraîche (de 0 à 15°). Les Éponges cornées, utilisées pour la toilette, proviennent de trois régions principales : Méditerranée orientale (Tunisie, Grèce), Caraïbes, Bahamas et Philippines. Des espèces voisines inutilisables sur le plan commercial sont répandues à de faibles profondeurs dans toutes les eaux chaudes océaniques, spécialement dans les diverses provinces indo-pacifiques. Les Éponges d'eau douce occupent tous les bassins fluviaux, les eaux courantes et stagnantes. Les espèces sont relativement peu nombreuses dans les régions paléarctiques et boréales ; elles sont abondantes en Afrique tropicale, où d'énormes populations occupent les talus des cours d'eau.

SYSTÉMATIQUE

Les Spongiaires sont divisés en trois classes : Calcisponges, Hexactinellides et Démosponges.

CALCISPONGES

Les Calcisponges, ou Calcaires, sont caractérisés par leurs spicules constitués de carbonate de calcium. Leur forme fondamentale est triactine, c'est-à-dire composée de trois rayons généralement situés dans un plan et formant trois angles égaux de 120°. Il existe souvent des tétractines dont le quatrième actine fait saillie dans les cavités exhalantes ou se projette vers l'extérieur, et des diactines obliques ou tangentiels formant un revêtement externe. En général, deux cellules participent à l'élaboration de chaque rayon spiculaire et six cellules s'associent donc pour former le spicule triactine typique. On divise les Calcisponges en trois ordres : les *Homocœles (Clathrina)*, les *Hétérocœles (Leucosolenia, Sycon, Leuconia)* et les *Pharétronides* à squelette rigide, qui ont été surtout abondantes du Permien au Crétacé. Toutes les Éponges Calcaires sont marines et la plupart sont communes sur les plateaux continentaux.


I.G.D.A.

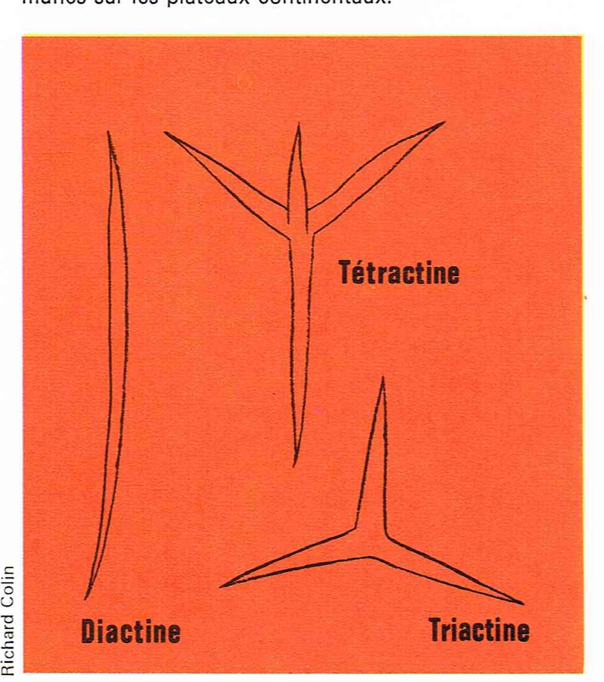
◀ *Les spicules des Hexactinellides sont siliceux et fondamentalement de type triaxial; lorsque les six rayons persistent, le spicule est dit hexactine (à gauche), mais il peut y avoir réduction du nombre des branches (au milieu), ou division dichotomique (à droite).*

HEXACTINELLIDES

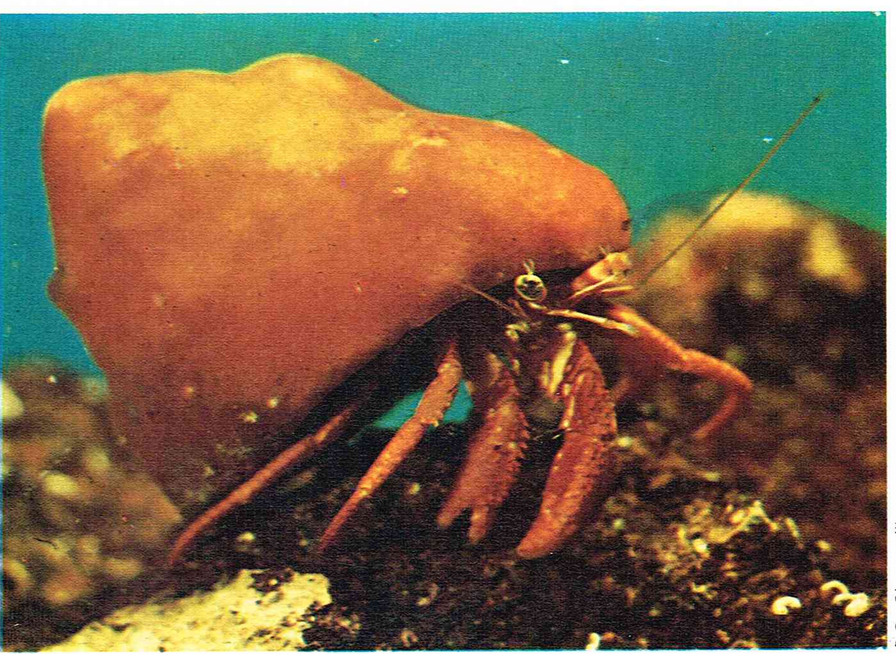
Ces Éponges sont caractérisées par leur squelette à spicules siliceux dont la structure fondamentale est triaxiale. Les trois axes sont perpendiculaires entre eux et le spicule à six rayons est appelé hexactine. Par la réduction de certains de ces rayons, par le développement d'une ornementation ou à la suite d'une multiplication par di- ou trichotomie, l'hexactine primaire se transforme en diverses catégories de spicules dont chacune occupe une position constante dans l'Éponge. Certains spicules en touffes basales assurent l'ancrage, d'autres la protection de la surface contre le sédiment ou le soutien de cribles ou de cavités aquifères, etc. L'anatomie des Hexactinellides est très mal connue, car il est difficile de les récolter vivants en bon état et d'éliminer sans dommage la masse de silice qu'ils contiennent. On les divise en *Amphidiscophores,* à spicules indépendants (*Hyalonema,* etc.), et en *Hexastérophores,* à spicules souvent soudés, formant un squelette en treillis *(Farrea, Aphrocallistes)*. Les fossiles sont nombreux et connus depuis le Cambrien ; ils sont abondants et variés depuis le Dévonien.

DÉMOSPONGES

Les Éponges appartenant à cette classe ont une organisation anatomique de type leuconoïde avec des chambres choanocytaires sphériques ou ovoïdes. Le squelette minéral est siliceux ; les spicules sont formés de silice hydratée amorphe (opale) entourant un filament axial contenant 4 % de protéines et sont élaborés dans une cellule mobile (ou sclérocyte) qui s'étire lors de la croissance en longueur du spicule. Les premiers formés



Richard Colin


G.S. Giacomelli

▼ *Les spicules des Calcisponges (à gauche), composés de carbonate de calcium, ont une forme fondamentale de type triactine, c'est-à-dire à trois rayons, mais ils peuvent être aussi diactines ou tétractines. Exemple d'association entre* Suberites domuncula, *Démosponge fixé sur une coquille, et un pagure vivant dans cette coquille (à droite).*

s'implantent perpendiculairement au support de l'Éponge, et les sclérocytes se déplaçant avec leur spicule se disposent en charpente caractéristique de l'espèce. Les fines fibrilles de spongine peuvent former un épais feutrage en lame à la base de l'Éponge et entourent les extrémités des spicules en les liant, ou les enferment complètement dans des fibres dites cornées. Chez les éponges de toilette, les spicules manquent et le squelette est composé de fibres de spongine qui se renforcent de grains de sable et de débris divers. La qualité marchande dépend, notamment, de la densité de ces particules étrangères captées par l'Éponge.

On divise les Démosponges en trois sous-classes :

Les *Homoscléromorphides* sont des Éponges de faibles dimensions à très petits spicules semblables aux spicules calcaires (triactines et dérivés). Les *Oscarella* n'ont aucun squelette.

Les *Tétractinomorphes* sont généralement ovipares; la spongine est assez rare et la charpente est radiaire ou axiale chez les *Astrophorida (Stelletta, Geodia)* et les *Spirophorida (Tetilla)*; les spicules principaux sont tétraxones et les microsclères sont des asters ou des spires. Les espèces littorales sont nombreuses, mais les formes abyssales ne sont pas rares. Les *Desmophorida,* dont les fossiles sont connus du Cambrien au Quaternaire, ont un squelette de silice composé de spicules soudés. Les *Hadromerida* groupent des Éponges à spicules monaxones et monactines. Beaucoup sont littorales comme les *Tethya* (oranges de mer), les *Polymastia* (portant des papilles) et les *Suberites.* Certaines espèces de *Cliona* perforent le calcaire et forment des galeries dans les coquilles, les madrépores et le coralligène, qu'elles contribuent à disloquer. Les *Axinellida* sont des Éponges dressées ou encroûtantes, souvent flabellées, foliacées, buissonnantes ou en entonnoir *(Axinella, Raspailia).* La spongine y est plus abondante que dans les ordres précédents.

Les *Céractinomorphes* sont des Éponges qui incubent leurs embryons et produisent de la spongine, parfois en abondance. Les spicules principaux sont toujours monaxones. Les *Poecilosclerida* sont nombreux et très variés; les petits spicules ont des formes très diverses facilitant la classification. Les *Halichondrida,* comme les *Halichondria* et les *Hymeniacidon* des côtes atlantiques françaises, ont un squelette siliceux confus avec peu de spongine. Les *Haplosclerida* sont généralement chargés en spongine et les spicules y sont parfois vestigiaux, notamment dans les eaux chaudes *(Callyspongia, Spinosella).* La charpente est réticulée chez *Haliclona, Reniera, Petrosia* et *Calyx.* Les Éponges d'eau douce fluviales et lacustres s'apparentent à cet ordre. Les *Dictyoceratida* et *Dendroceratida* sont dépourvus de spicules siliceux; leur squelette réticulé ou dendritique est formé de fibres de spongine *(Spongia, Hippospongia).* Les éponges commerciales sont des *Dictyoceratida* vivant dans les eaux chaudes.

On a découvert quelques Spongiaires remarquables qui ont l'apparence de polypiers et produisent un squelette massif calcaire et des spicules siliceux dispersés; ces Sclérosponges sont proches de divers fossiles des terrains primaires et secondaires.

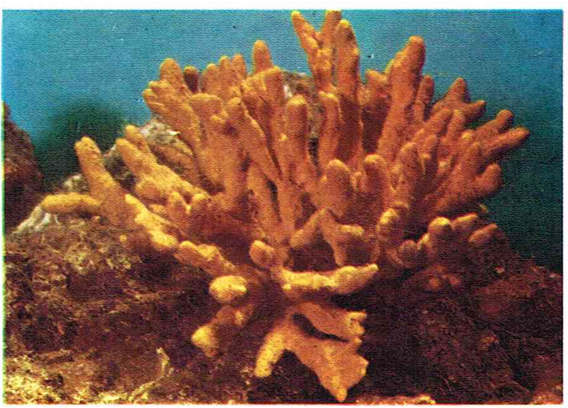
Les Spongiaires, dont l'organisation n'a sans doute guère changé depuis les temps géologiques anciens, sont actuellement très répandus dans toutes les eaux du globe, où leurs populations sont souvent considérables. Ils jouent un rôle important dans l'équilibre des écosystèmes benthiques.

BIBLIOGRAPHIE

BRIEN P., TUZET O., SARA M. et VACELET J., LÉVI C., *Spongiaires, in* GRASSÉ P.P., *Traité de zoologie* III, 1, 1974. - FRY W. C., *Biology of Sponges,* Symposium Zool. Soc. of London, vol. 25, éd. 1970. - HYMAN L.H., *The Invertebrates. Protozoa Through Ctenophora,* New York, 1940. - TOPSENT E., *Spongiaires,* C. R. Campagnes Prince Albert Ier de Monaco. 1928.



G.S. Giacomelli


G.S. Giacomelli

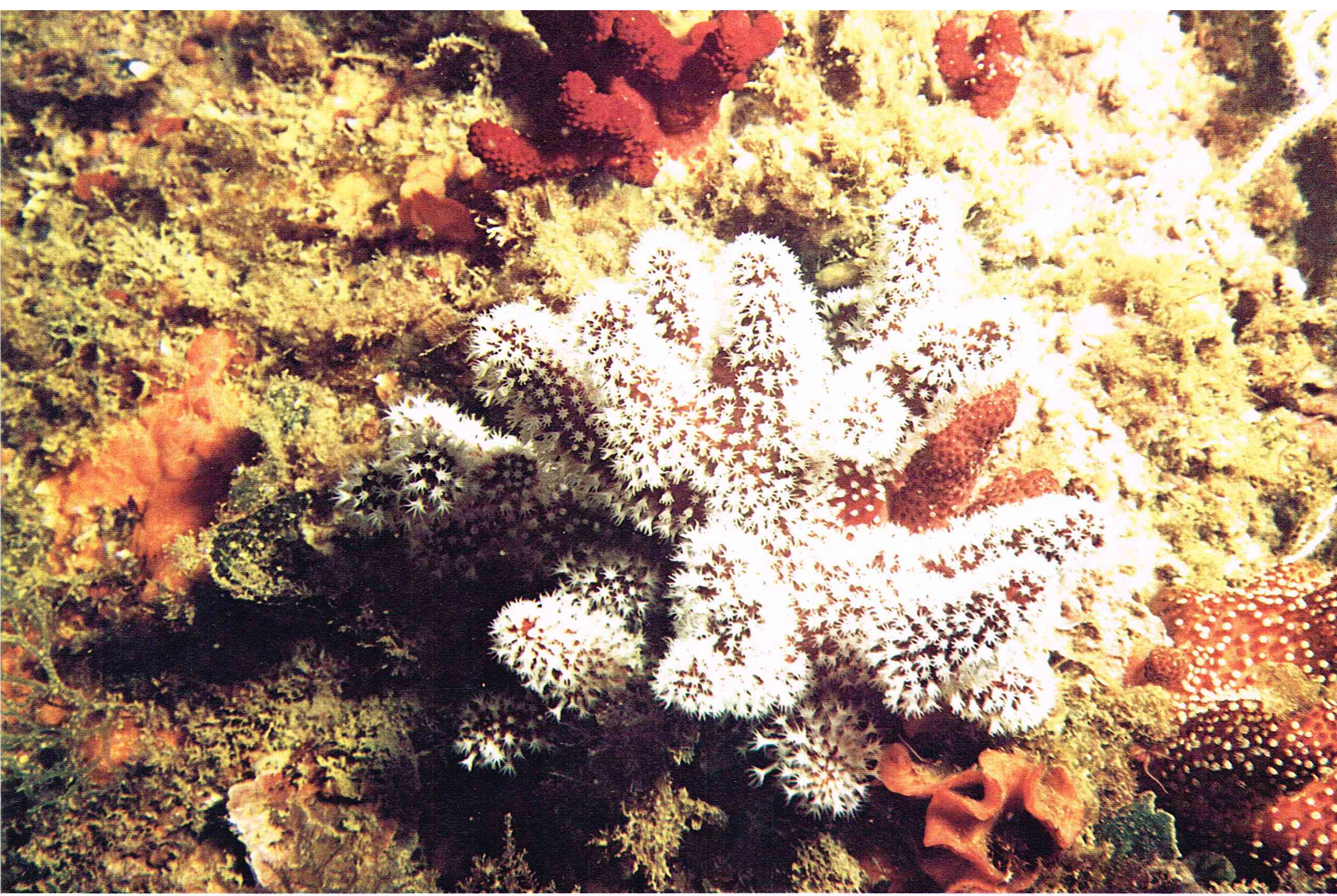
▶ ***Démosponges Tétractinomorphes : une forme dressée, à gauche*** **(Axinella damicornis),** ***et une buissonnante, à droite*** **(Axinella verrucosa).**



A. Margiocco


A. Margiocco

▶ ***Démosponges Céractinomorphes : à gauche,*** **Petrosia;** ***à droite,*** **Ectyon.**



D. Perche

LES CNIDAIRES

Les Cnidaires constituent le deuxième embranchement du sous-règne des Métazoaires.

Leurs représentants se caractérisent par une symétrie radiaire accompagnée parfois d'une symétrie bilatérale ; la paroi du corps n'est formée que de deux couches cellulaires de nature épithéliale ; ce sont donc des Métazoaires diploblastiques. La couche externe ou ectoderme est séparée du feuillet interne ou endoderme par une lame plus ou moins épaisse de gelée anhiste et riche en eau : la mésoglée.

Le corps possède une cavité unique, le cœlentéron, à la fois cavité générale et gastrique ; l'absence de cœlome (issu du mésoderme) fait ranger les Cnidaires parmi les Acœlomates.

Des cellules très spécialisées, urticantes, d'où leur nom de cnidoblastes (de κνίδη = ortie) ou nématoblastes, sont localisées à des points stratégiques de l'ectoderme ; elles ont un rôle dans la capture de la nourriture.

Les Cnidaires renferment un peu moins de dix mille espèces, toutes aquatiques, la plupart marines, et carnivores. Les sexes sont presque toujours séparés, et les individus peuvent vivre soit isolés, soit le plus souvent groupés en colonies temporaires ou permanentes. Par leur mode de vie, ils appartiennent à la faune sessile benthique ou à la faune planctonique.

Décrits dès la plus haute antiquité, ils ont été longtemps classés parmi les Zoophytes à cause de la ressemblance qu'offrent leurs colonies avec un minuscule arbuste : c'étaient des « Animaux-plantes ». Mais on doit à Peyssonnel, puis à Milne-Edwards et enfin à Lacaze-Duthiers leur place dans la classification zoologique, dans l'embranchement des Cœlentérés (de κοῖλος = creux, et de ἔντερον = intestin) ; ces trois savants ont démontré d'une part le caractère animal et d'autre part la complexité du développement et du cycle de vie des Cœlentérés, lesquels sont actuellement divisés en deux embranchements distincts : les Cnidaires et les Cténaires.

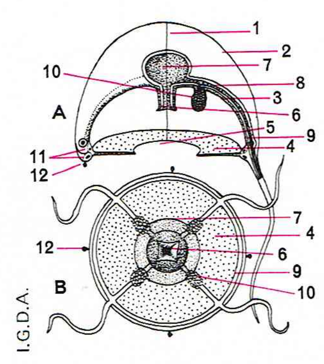
Organisation générale

La plupart des Cnidaires ont deux stades dans leur cycle de vie, sans parler de la phase larvaire : un stade fixé donc benthique — le polype — et un stade libre planctonique — la méduse.

Le corps du polype a la forme d'un sac fixé à une extrémité sur le substrat par une sole pédieuse. A l'autre extrémité, au sommet d'un petit renflement dessinant une zone hypostomiale, s'ouvre le seul orifice du corps, la bouche, entourée par de fines digitations ou tentacules ; elle est dirigée vers le haut et met en communication avec l'extérieur la cavité gastrique dont les ramifications se terminent dans les tentacules. Le corps se divise ainsi en trois régions chez les formes solitaires ; ces régions vont persister dans les formes coloniales, mais avec des anastomoses qui leur font perdre leur individualité. Le polype est rarement nu ; en général, il est enfermé dans un périsarc mince de nature chitineuse ou calcaire, sécrété par l'ectoderme.

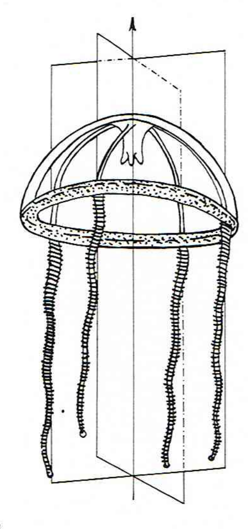
La méduse, qui représente la forme libre et solitaire, a, au contraire, l'orifice buccal dirigé vers le bas, et la meilleure image que l'on puisse donner pour faire comprendre son organisation est celle d'une cloche transparente dont le battant correspond à la région œsophagienne *(manubrium)*. La cloche, ou ombrelle, est ornée de fines digitations : les tentacules, implantés sur le pourtour du cercle inférieur retréci (chez les Hydroméduses seulement) par un voile, ou velum, délimitant une cavité sous-ombrellaire dans laquelle pend le manubrium. La bouche s'ouvre à l'extrémité de ce manubrium, donc le plus souvent dans la cavité sous-ombrellaire ; elle donne accès à un court œsophage qui débouche dans l'estomac situé au sommet de la cloche. Il en part des canaux radiaires, au nombre de quatre ou d'un multiple de quatre, qui rejoignent un canal circulaire ou marginal bordant l'ouverture de l'ombrelle. Ce canal envoie des canalicules dans chaque tentacule

▲ Cet Alcyonaire appartient à l'embranchement des Cnidaires qui comprend aussi des groupes bien connus comme les coraux et les anémones de mer.



▲ *Schéma d'une méduse craspédote vue en coupe longitudinale (A) et par la face orale (B); 1, ombrelle; 2, exombrelle; 3, épithélium de la sous-ombrelle avec des myofibrilles; 4, velum; 5, ouverture de la cavité sous-ombrellaire; 6, bouche; 7, estomac; 8, canal radiaire; 9, canal marginal; 10, gonade; 11, cordon nerveux; 12, organe des sens.*

▼ *Schéma d'une méduse montrant les deux plans de symétrie radiaire (tétramérie) et l'axe d'intersection de ces deux plans.*



EMBRANCHEMENT DES CNIDAIRES

Classe des Hydrozoaires

Super-ordre des Hydrophores
ordres : Hydrides
Athécates
Thécates
Hydrocoralliaires
Limnoméduses
Actinulides
Trachyméduses
Narcoméduses
Super-ordre des Siphonophores
ordres : Disconanthes
Siphonanthes

Classe des Scyphozoaires

ordres : Stauroméduses
Cuboméduses
Coronates
Semaeostomes
Rhizostomes

Classe des Anthozoaires

Sous-classe des Octocoralliaires
ordres : Stolonifères
Télestacés
Alcyonaires
Cœnothécaliés
Gorgonaires
Pennatulaires
Sous-classe des Hexacoralliaires
ordres : Actiniaires
Scléractiniaires
= Madréporaires
Zoanthaires
Cérianthaires
Antipathaires

et est flanqué de deux cordons nerveux qui se prolongent également dans les tentacules. La méduse présente plusieurs plans de symétrie : deux perradiaires, deux interradiaires et quatre adradiaires; les gonades se développent dans les plans perradiaires, sur les canaux ou sur le manubrium. Elle possède des organes des sens : ocelles ou yeux rudimentaires disposés à la base des tentacules, et statocystes ou organes d'équilibration situés entre les tentacules.

Chez les Siphonophores, on assiste à une organisation de type colonial avec division du travail entre les différents individus. Les stades du polype et de la méduse ne se reconnaissent pas dans ces colonies pélagiques, mais la structure cellulaire reste la même. Chez les Scyphozoaires et les Anthozoaires, la cavité gastrique possède deux particularités : d'une part elle communique avec la bouche par l'intermédiaire d'un pharynx tapissé par l'ectoderme, d'autre part elle est subdivisée incomplètement par des cloisons radiaires.

Organisation cellulaire. Bien que constituée par deux couches seulement, l'organisation cellulaire est complexe, mais de type essentiellement épithélial monostratifié.

L'ectoderme limite le corps extérieurement. Il est fait de cellules de revêtement prismatiques entre lesquelles sont dispersées des cellules à fonctions bien définies : des cellules glandulaires, très vacuolisées, à cytoplasme granuleux, sécrétant du mucus sur leur face libre; des cellules épithélio-musculaires, à corps prismatique, mais dont la base s'étale en une sole renfermant des myofibrilles; des cellules sensorielles, qui possèdent à leur extrémité libre une soie tactile et à l'autre extrémité un prolongement venant se raccorder soit sur une cellule épithélio-musculaire, soit sur une des cellules nerveuses multipolaires disséminées à la base de l'ectoderme, et qui constituent un réseau nerveux rudimentaire dépourvu de centre et de nerfs. Sur ces cellules s'anastomosent également les cellules urticantes : les cnidoblastes, ou nématoblastes, qui ont donné son nom à l'embranchement.

Le nématoblaste est ovoïde, son extrémité libre est ornée d'un prolongement tactile, le cnidocil; le cytoplasme est repoussé à la périphérie par une importante vacuole, ou nématocyste, qui vient s'appliquer contre la face libre de la cellule. Ce nématocyste contient un filament urticant enroulé en hélice, hérissé d'épines disposées le long de trois spirales et supporté par une hampe également ornée; il baigne dans un liquide venimeux, l'actino-congestine. Un effet de choc perçu par le cnidocil est transmis à la cellule nerveuse puis aux myofibrilles dont les contractions compriment la paroi du nématocyste, laquelle cède, libérant le filament. Celui-ci se déroule, se dévagine et va inoculer le liquide venimeux à la cause du choc, en général une proie (petit Crustacé, larve de Poisson ou Chétognathe). Ces nématoblastes ne sont pas répartis régulièrement à la surface du corps, mais agglomérés en des points bien particuliers où leur rôle dans la capture des proies peut s'effectuer de manière optimale : on les rencontre sur les tentacules, disposés en amas, en anneaux ou en boutons terminaux, sur les lèvres, et, dans les formes coloniales, sur des individus chargés de défendre la colonie : les dactylozoïdes. Chez les jeunes méduses, ils tapissent souvent la surface exombrellaire ou dessinent des ornementations. Chez les Siphonophores, ils sont rassemblés sur les tentilles des très longs tentacules ou filaments pêcheurs. La forme des nématocystes est très variable d'une espèce à l'autre, de même que la disposition des épines sur la hampe et le filament, mais ces caractères sont fixes pour une espèce donnée, si bien qu'actuellement, grâce à l'observation au microscope électronique, les nématocystes prennent une place prépondérante comme critère de détermination. Toutefois, leur étude nécessite des techniques spéciales qui laissent encore toutes leurs valeurs spécifiques aux critères macroscopiques. Le nématoblaste ne fonctionne qu'une fois. Son renouvellement est assuré par des cellules interstitielles indifférenciées situées à la base de l'épithélium prismatique; ayant conservé leur caractère embryonnaire, elles peuvent évoluer dans l'une ou l'autre catégorie de cellules, même germinales.

L'endoderme tapisse l'unique cavité du corps. Il est constitué essentiellement de cellules digestives flagellées dont le rôle dans la digestion est phagocytaire, de cellules glandulaires sécrétant une enzyme qui s'écoule dans la cavité gastrique, et de cellules épithélio-musculaires à myofibrilles, orientées perpendiculairement par rapport à celles de l'ectoderme.

Entre les deux feuillets s'étale une lame mince et gélatineuse, la mésoglée, peu épaisse chez les polypes, mais très abondante dans la zone apicale des ombrelles de méduses. Elle ne possède pas de cellules caractéristiques, mais peut être traversée par les anastomoses nerveuses ou par des cellules interstitielles en migration. Constituée par des mucoprotéines riches en eau, elle assure une densité idéale aux méduses et aux Siphonophores, favorisant ainsi la flottaison, la transparence et la position verticale au sein des eaux. Toutefois, étudiée avec les méthodes nouvelles de chimie biologique, cette couche semble constituée de collagène ou de mésenchyme; sa composition ne paraît plus aussi homogène à l'intérieur de l'embranchement.

L'organisation interne est des plus simplifiées, puisque réduite au seul appareil digestif, qui assume également les fonctions de circulation et d'excrétion : les produits de la digestion s'écoulent dans les canaux radiaires et marginaux, et, par un retour en sens inverse, les déchets sont rejetés par la bouche. Il n'y a donc pas d'appareils circulatoire et excréteur différenciés, sauf chez les velelles et les porpites, Siphonophores un peu particuliers, qui présentent une couche cellulaire, dite rénale, formée de

cellules excrétrices contenant des cristaux de guanine. Le système nerveux est réduit à quelques neurones dispersés dans l'ectoderme et aux deux cordons nerveux marginaux des méduses. Les sexes sont en général séparés. L'appareil génital est constitué de gonades, amas de cellules germinales localisées sur les canaux radiaires ou sur le manubrium des méduses, dans les gonophores des polypes, les gamozoïdes des formes coloniales, et dans des cloches différenciées, les gonozoïdes, des Siphonophores.

Reproduction

Reproduction sexuée. La gamétogenèse se produit dans les gonades, elle aboutit à des spermatozoïdes d'environ 5 μ de long, libérés par déchirure de la paroi des glandes, et à des ovules de taille variant, suivant la nature de la fécondation, de quelque 10 μ à plus de 100 μ. La fécondation est externe ou interne et se fait alors à l'intérieur de la gonade femelle. Les œufs sont alécithes ; la segmentation, égale et totale, donne dans la plupart des cas, après une gastrulation par délamination ou par migration cellulaire, une larve libre, nageuse, de 1 mm de longueur, soit ciliée, la planule, soit ornée de petits tentacules, l'actinule. L'une et l'autre présentent deux zones : une zone corticale, l'ectoplasme, formée de cellules palissadiques, l'autre interne, l'endoplasme, à cellules irrégulières. Ces deux zones vont évoluer pour donner les deux feuillets de l'adulte, au cours d'une métamorphose qui est une phase critique dans la vie de l'individu : planule et actinule tombent sur le fond, se fixent et se transforment en polype.

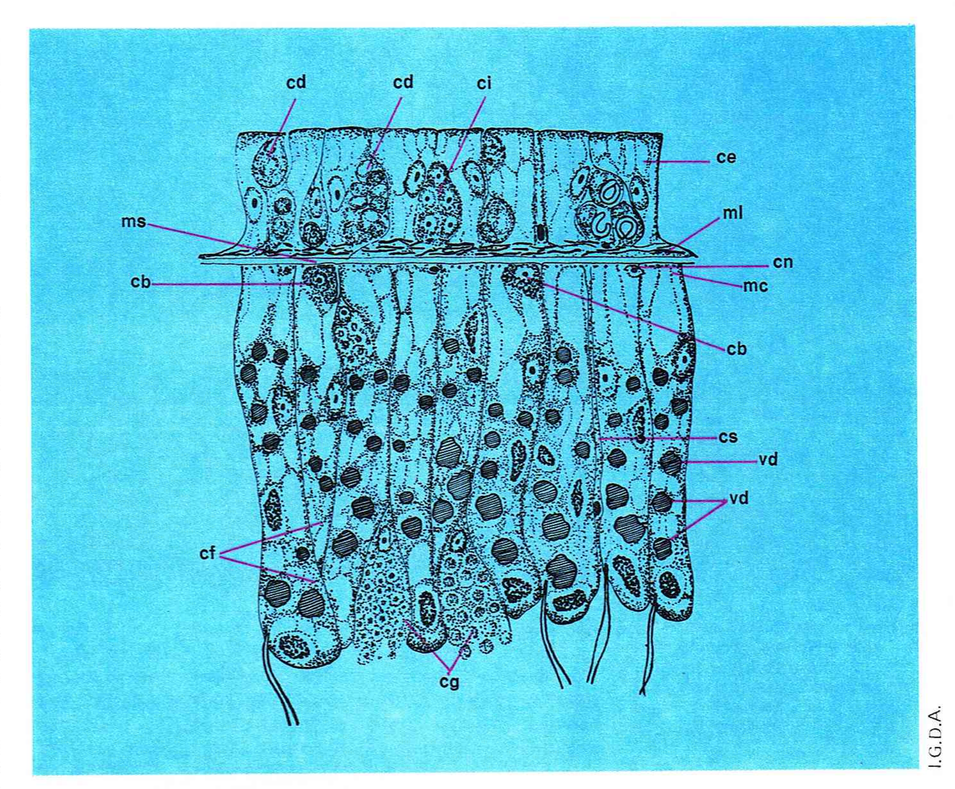
Reproduction asexuée. Pour assurer la dissémination ou pour parvenir à créer une colonie, polypes, méduses et Siphonophores peuvent mettre en œuvre un autre mode de reproduction, asexué, par bourgeonnement ou gemmiparité. Ainsi, chez l'hydre, dans des conditions optimales de température et de nourriture, apparaissent sur le corps des renflements, constitués par les deux feuillets, qui s'ornent de tentacules avant de se détacher, réalisant ainsi une colonie temporaire à existence brève. Mais dans le cas de formes coloniales, chaque bourgeon reste réuni à l'organisme mère par un pédoncule ou stolon, sauf, bien entendu, les méduses, qui, issues également de bourgeons, se détachent pour mener une vie libre pélagique. Le stolon a la structure d'un fin canal dont la lumière, ou cœnosarc, est tapissée par l'endoderme et relie les cavités gastriques des différents polypes. Certaines méduses présentent aussi le mode de reproduction suivant : les bourgeons naissent sur l'emplacement des futures gonades, dont ils précèdent souvent l'apparition, donc sur les canaux radiaires ou sur le manubrium, exceptionnellement à la base des tentacules. Mais elles peuvent également se multiplier par scissiparité, ce qui est le cas de nombreuses Leptoméduses; une polygastrie précède alors le phénomène de division.

Le polype issu de l'œuf est l'oozoïde, par opposition aux autres polypes formés par bourgeonnement, les blastozoïdes. Chez les Scyphozoaires, l'oozoïde prend le nom de scyphistome; par strobilisation, il donne des éphyrules qui évoluent en méduses ou Scyphoméduses.

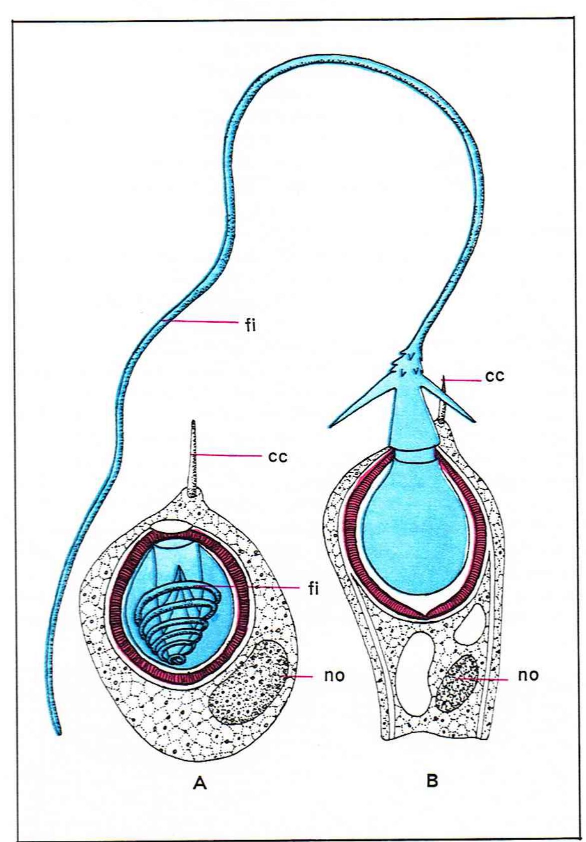
L'activité des cellules interstitielles joue un grand rôle dans ce mode de reproduction asexuée, de même que dans les phénomènes de régénération.

Régénération. Chaque tronçon sectionné du corps d'une hydre redonne un Animal entier avec une orientation : la face dirigée vers la bouche reforme une bouche et une couronne de tentacules; il y a polarité. De même, les méduses régénèrent leurs tentacules mutilés par la pêche. Cette aptitude est d'autant plus développée que cet embranchement des Cnidaires se situe au bas de l'échelle zoologique et qu'il possède des cellules interstitielles à caractère embryonnaire, pouvant donc évoluer dans l'une ou l'autre catégorie de cellules manquantes.

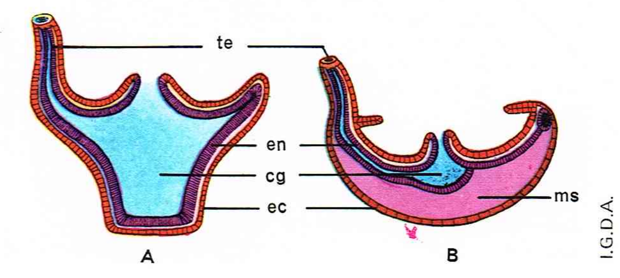
Le schéma général du cycle de vie des Cnidaires peut se résumer ainsi : de l'œuf s'échappe une larve planule ou actinule qui se fixe sur le substrat et se transforme en polype. Par bourgeonnement, le polype forme d'autres individus et, parmi eux, les individus reproducteurs, méduses ou gonozoïdes, sur lesquels mûrissent les cellules germinales. Ce cycle peut présenter des raccourcissements : certaines larves planules ou actinules évoluent directement en méduses.



▲ *La paroi d'un Cnidaire est constituée de deux assises de cellules, séparées par une lame gélatineuse ou mésoglée. cd, cnidoblaste ou nématoblaste; ce, cellule épithélio-musculaire; ci, cellule interstitielle; ml, myofibrille longitudinale; ms, mésoglée; cb, cellule basale interstitielle en migration; cg, cellule glandulaire; cn, cellule nerveuse; cf, cellule endodermique flagellée; cs, cellule sensorielle; mc, myofibrille circulaire; vd, vacuole digestive.*

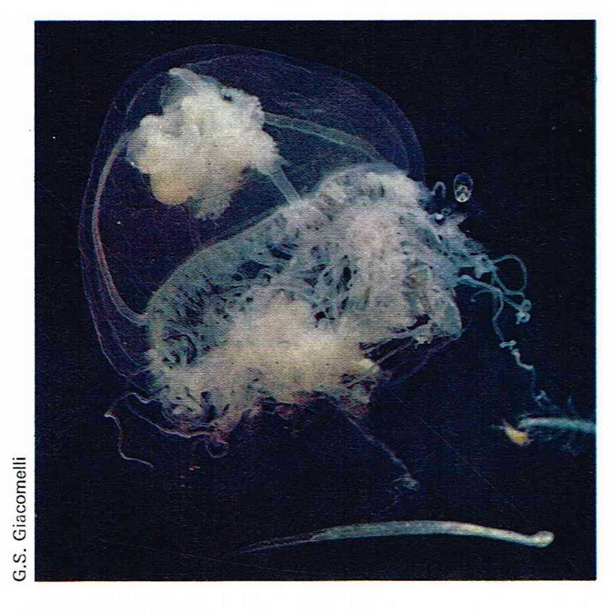


◀ *Chez les Cnidaires, l'ectoderme renferme des cellules urticantes, les cnidoblastes ou nématoblastes; cellule au repos (A) et avec son filament dévaginé (B); cc, cnidocil; fi, filament; no, noyau.*



◀ *Coupes longitudinales schématiques d'un polype (A) et d'une méduse (B); cette dernière est représentée à l'envers, c'est-à-dire la face orale tournée vers le haut; ec, ectoderme; en, endoderme; cg, cavité gastrovasculaire; ms, mésoglée; te, tentacule.*

▶ *Une méduse vivante capturant deux proies : un Chétognathe et une larve d'Annélide.*


G.S. Giacomelli

Physiologie

La nutrition est de type carnivore. Les proies sont ingérées et, dès leur arrivée dans l'estomac, sont attaquées par des enzymes particulièrement actives : il n'est pas rare de trouver dans le plancton une méduse avalant un Ver dont l'extrémité dans l'estomac est déjà désagrégée tandis que la bouche continue d'aspirer l'autre extrémité. La voracité est tout aussi spectaculaire : une méduse de 1 cm de diamètre peut ingérer douze à quinze larves de Crustacés en une seule fois et dilater ainsi considérablement son estomac.

La locomotion des méduses et des Siphonophores est assurée par la contraction rythmique du bord de l'ombrelle qui propulse l'Animal vers l'avant. Chez l'hydre, la contraction des cellules musculaires provoque quatre types de déplacements : reptation de la sole pédieuse sur le substrat, arpentage, culbute et enfin nage.

La perception est assurée par des organes spéciaux ; en particulier chez les méduses, les ocelles sont des yeux très rudimentaires, situés à la base des tentacules et constitués par un groupe de cellules pigmentées en brun ou rouge et de cellules sensorielles entourant une sorte de lentille formée par l'ectoderme. On leur suppose un rôle dans la perception de l'intensité lumineuse avec pour effet le déclenchement du mécanisme de migrations verticales nycthémérales. Toutefois, certaines méduses dépourvues d'ocelles présentent également un rythme journalier dans leurs déplacements verticaux.

L'équilibration est perçue au niveau de statocystes disposés sur le bord ombrellaire chez les méduses. Ces micro-organes sont de plusieurs types : le plus fréquent est formé d'une vésicule creuse, ciliée, tapissée de cellules sensorielles et contenant un ou plusieurs grains calcaires : les statolithes. La position des grains sur les cils renseigne la méduse sur son orientation dans l'eau. Chez les Siphonophores, cette équilibration peut être du ressort d'un organe spécial, le pneumatophore, situé au sommet de la colonie, dont le rôle est le maintien de la verticalité.

Les associations

Montrant déjà une grande diversité dans l'organisation des colonies, certains Cnidaires réalisent également des associations privilégiées entre eux, ou avec des individus d'autres embranchements zoologiques ou botaniques soit par parasitisme, soit par commensalisme, soit plus simplement par symbiose.

Le *parasitisme* est déjà réalisé par le bourgeon qui se développe sur l'organisme mère jusqu'à la libération. Certaines larves de Narcoméduses sont des parasites temporaires d'autres méduses ; elles s'accrochent à la sous-ombrelle au niveau de la cavité gastrique. C'est dans cette même position que se rencontre un Hypérien parasitant des Leptoméduses ou des Siphonophores.

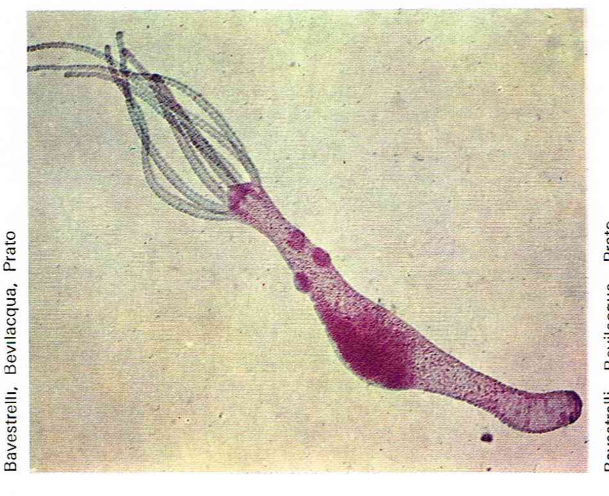
Le *commensalisme* affecte des actinies très répandues sur les côtes : *Sagartia parasitica* se fixe sur une coquille habitée par une espèce de bernard-l'hermite, *Pagurus striatus,* mais peut encore vivre isolément. Ce n'est plus le cas d'*Adamsia palliata,* associé à *Eupagurus prideauxi* et qui dirige sa bouche vers la face ventrale du pagure.

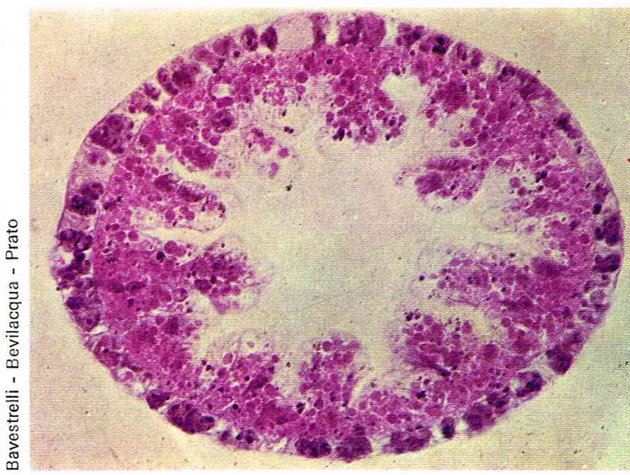
La *symbiose* se rencontre chez l'hydre d'eau douce, *Hydra viridis,* qui héberge dans son endoderme des Algues microscopiques, les zoochlorelles, ce qui lui fournit un apport alimentaire. C'est également en association avec une autre Algue verte marine, *Zooxanthella,* que vivent la plupart des coraux de la zone supérieure, bénéficiant de l'utilisation des produits azotés et phosphorés par les Algues qui fonctionnent un peu comme des cellules excrétrices ; mais ce ne sont jamais des symbioses parfaites, car l'hôte se développe très bien en l'absence de l'Algue ; l'association de l'anémone et du poisson-clown permet à ce dernier de trouver un refuge dans les tentacules de l'anémone dont il assure le nettoiement.

Intérêt des Cnidaires

Bien que situé au bas de l'échelle de la classification zoologique, cet embranchement a une grande importance. D'abord, il permet d'envisager des problèmes de biologie, entre autres le *bourgeonnement* en individus tous identiques à l'individu mère ou très différenciés, avec chacun une fonction bien particulière (il y a là un déterminisme du bourgeonnement), la *régénération* des parties mutilées grâce aux cellules interstitielles et la *liaison* entre le *soma* et le *germen* (ces mêmes cellules interstitielles assurent aussi bien la formation des nématoblastes que celle des cellules germinales ; les deux lignées somatique et germinale ne sont donc pas parfaitement séparées) ; enfin les problèmes que pose la vie en association : parasitisme, commensalisme, symbiose et surtout vie coloniale.

La division du travail entre les différents membres d'une colonie démontre une adaptation très poussée à ce mode de vie, adaptation d'autant plus parfaite qu'elle n'est pas liée à un biotope : elle se réalise chez les formes fixées et chez les formes pélagiques néritiques ou océaniques.


Bavestrelli, Bevilacqua, Prato


Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▶ *A gauche,* Hydra viridis, *un Hydrozoaire commun dans les eaux douces (× 25). A droite, une section transversale du corps de cette même espèce (× 250) ; ces préparations sont colorées pour l'examen au microscope.*

Les Cnidaires contribuent au peuplement des eaux tant littorales qu'océaniques. Ils ont de ce fait une place dans la chaîne alimentaire marine, et leur type de nutrition, carnivore, les range parmi les prédateurs : ils occupent le troisième niveau trophique. Ils opèrent une prédation sur les zooplanctontes : Crustacés herbivores et carnivores, Chétognathes, œufs et alevins de Poissons, voire méduses, car ces dernières sont parfois cannibales. En revanche, les velelles sont mangées par des squales et certains coraux sont broutés par des Mollusques. Toutefois, l'apport alimentaire que constituent ces Animaux reste encore à démontrer car ils contiennent 90 % d'eau ; mais ils sont appréciés dans la cuisine chinoise, séchés puis accommodés en salade. C'est d'ailleurs une des plus grandes formes du zooplancton, *Cyanea capiliata,* atteignant 2 m de diamètre, qui subit ce sort.

Le rôle des Cnidaires du point de vue géologique n'est plus à démontrer : les polypes à thèque calcaire ont contribué à construire des récifs dès l'ère primaire, devenant très luxuriants au Jurassique, notamment dans le Jura français. Ces récifs coralliens frangeants, barrières ou atolls servent de refuge à une population bien adaptée à ce biotope particulier, utilisé comme exemple pour les études d'associations faunistiques.

L'organisation fort simplifiée des Cnidaires rend leur physiologie très accessible sans dissection, ce qui facilite l'étude des enzymes digestives protéolytiques. De plus, la morphologie de leurs statocystes est si proche de celle de l'organe de l'équilibration situé dans l'oreille interne de l'homme que la N.A.S.A. a un programme d'études utilisant les méduses à statocystes comme sujets de laboratoire soumis aux conditions d'apesanteur.

Ces possibilités de recherches à partir des Cnidaires peuvent paraître bien insignifiantes en regard des nuisances occasionnées par les piqûres de ces Animaux, dues à l'actino-congestine et pouvant entraîner la mort. Mais c'est justement à cause de ce désagrément que les Cnidaires ont fait l'objet de recherches intensives qui ont conduit deux médecins du début du siècle, Richer et Portier, à bord de *la Princesse Alice,* à mettre au jour les phénomènes d'anaphylaxie et tous les problèmes qui sont liés à l'immunité et aux maladies allergiques.

SYSTÉMATIQUE

Les critères de détermination sont essentiellement fondés sur la morphologie des méduses (présence ou non de cloisons gastriques, présence ou non de velum) et sur la symétrie des polypes. Les Cnidaires se divisent en trois classes : les Hydrozoaires, dont les méduses ont une cavité gastrique non cloisonnée et un bord ombrellaire rétréci par un velum (méduses craspédotes, de κράσπεδον = frange) ; les Scyphozoaires, dont les méduses ont un estomac cloisonné et un bord ombrellaire sans velum (méduses acraspédotes), et les Anthozoaires, qui existent uniquement sous la forme de polypes, avec une symétrie hexa- ou octomère. Chaque classe est à nouveau divisée : ainsi les Hydrozoaires renferment deux super-ordres, les Hydrophores, comprenant des individus isolés ou réunis en colonies bourgeonnant ou non des méduses, et les Siphonophores, dont les individus sont toujours réunis en colonies pélagiques présentant un polymorphisme très poussé. Les Scyphozoaires sont partagés en cinq ordres et les Anthozoaires en onze.

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *Fragment d'une colonie d'Hydrozoaires du genre* **Pennaria** *(préparation microscopique, coloration par contraste, grossissement × 16 × 1,5).*

HYDROZOAIRES

Cette classe groupe des individus dont le cycle de vie est métagénétique avec alternance de générations de polypes et de méduses. Cependant, il existe des exceptions allant jusqu'à la disparition totale d'un des stades.

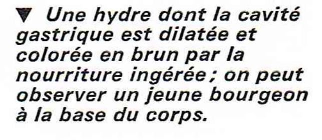
Super-ordre des Hydrophores

Ce groupe est divisé en huit ordres que nous allons étudier successivement.

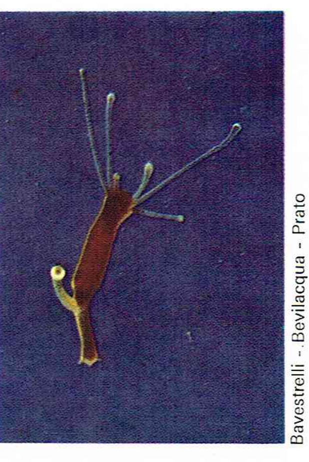
Ordre des Hydrides

Dans cet ordre, seul le stade polype est présent. Ce sont de petits organismes appartenant à la faune d'eau douce, rangés dans le seul genre *Hydra* avec plusieurs espèces se différenciant par leur couleur due à l'association avec différentes Algues, et aussi par leur reproduction : *H. viridis* est hermaphrodite protandre ; les gonades mâles apparaissent dans le tiers supérieur du corps, puis les gonades femelles se forment au-dessous, chacune contenant un seul ovule géant. Dans les autres espèces, les sexes sont séparés.

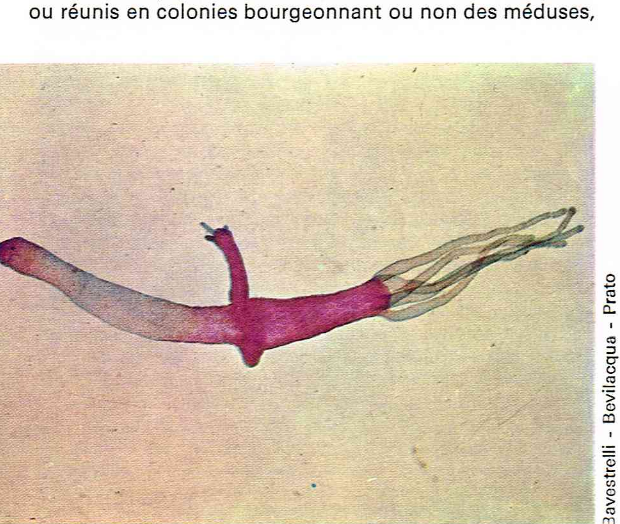
L'alternance des générations est typique dans les deux ordres suivants mais avec parfois une régression ou une



▼ *Une hydre dont la cavité gastrique est dilatée et colorée en brun par la nourriture ingérée ; on peut observer un jeune bourgeon à la base du corps.*



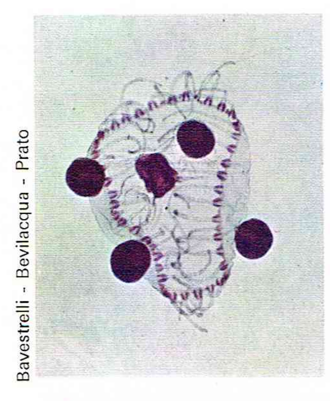
Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

◀ *En plus de la reproduction sexuée, les hydres peuvent mettre en œuvre un processus de bourgeonnement qui leur permet de se multiplier (à gauche, × 11). Un polype d'Hydrozoaire Athécate du genre* **Tubularia** *(à droite, × 25).*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *Une petite Leptoméduse d'Obelia, Hydrozoaire Thécate très commun.*

disparition du stade méduse. Ils comprennent un grand nombre de formes coloniales dues au bourgeonnement à partir de l'oozoïde. La reproduction sexuée est assurée par des gonozoïdes libérant soit des gamètes, soit des méduzoïdes, soit des méduses parfaites libres et nageuses, d'une taille comprise entre 1 et 10 mm. Récoltées par des méthodes de pêche spéciale, ces méduses ont longtemps bénéficié d'une classification particulière. On les réunit dans le groupe des *Hydroméduses,* ainsi réparti :

a) Les *Anthoméduses,* de forme plus haute que large, dotées de quatre canaux radiaires, de gonades sur le manubrium, d'ocelles à la base des tentacules ;

b) Les *Leptoméduses* aplaties en verre de montre, de consistance molle, ayant quatre ou huit canaux radiaires ou plus et des gonades sur ces canaux, avec des statocystes et parfois des ocelles ;

c) Les *Ptéroméduses,* organismes aberrants classés désormais dans les *Scyphoméduses ;*

d) Les *Limnoméduses,* ressemblant à des Leptoméduses mais à stade polype solitaire et nu ;

e) Les *Trachyméduses* et *Narcoméduses,* n'ayant pas de stade polype dans leur développement.

Toutefois le premier critère de détermination est l'importance et la nature du périsarc ou enveloppe protectrice des polypes coloniaux : les *Athécates* ont un périsarc mince ne s'étendant pas autour du polype et des méduses du type Anthoméduses. Les *Thécates* ont un périsarc plus développé, entourant le polype d'une coupe dans laquelle il peut se rétracter ; les méduses sont des Leptoméduses. Enfin les *Hydrocoralliaires* ont un périsarc de nature calcaire englobant les individus. Il n'y a pas de vraies méduses, mais des individus rappelant une Anthoméduse simplifiée ou méduzoïde.

Ordre des Athécates

Ces organismes que l'on désignait autrefois sous le nom de Gymnoblastidés se présentent le plus souvent sous forme de colonies rameuses dont le stolon radiculaire est l'hydrorhize et le stolon dressé l'hydrocaule, qui porte à l'extrémité de ses ramifications des polypes ou hydranthes. Ils sont très communs sur nos côtes et libèrent leurs méduses au début du printemps, lorsque l'eau commence à se réchauffer.

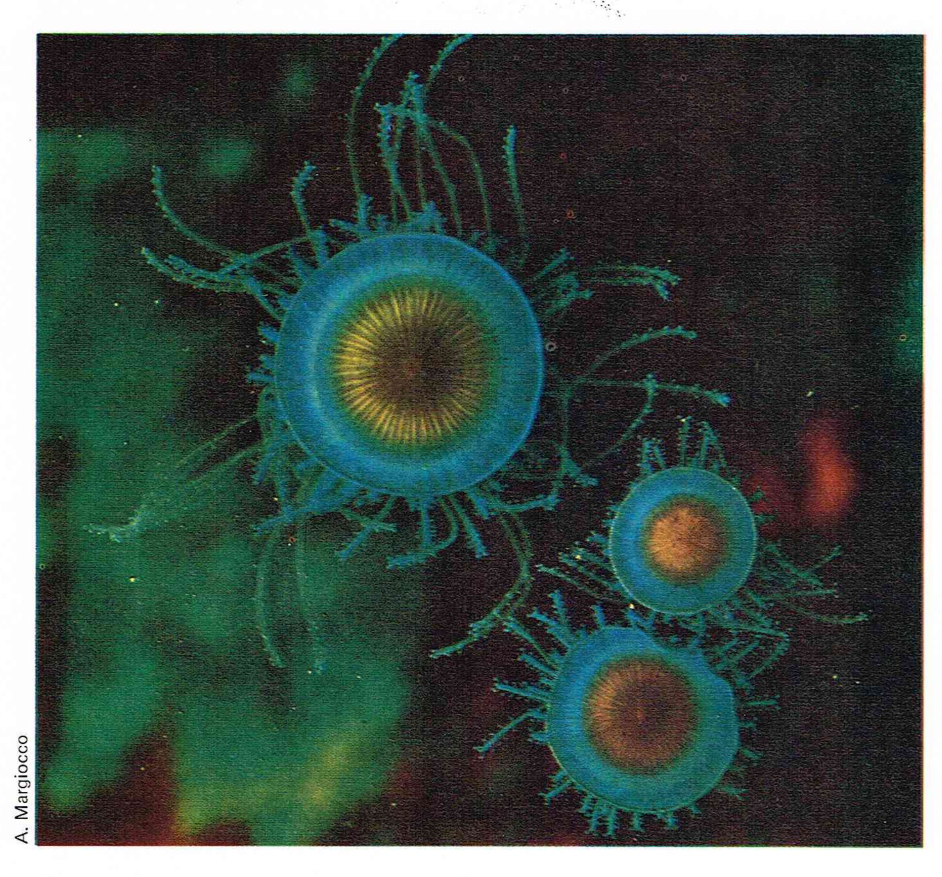
Tubularia mesembryanthemum se reconnaît aisément à sa couleur rosâtre et à son allure en touffe. Deux couronnes de tentacules entourent la bouche ; entre elles se forment les bourgeons reproducteurs qui laissent échapper une larve actinule. Il n'y a pas de stade méduse dans le cycle évolutif, mais chez une espèce de la même famille, *Ectopleura dumortieri,* la méduse est libérée. *Corymorpha nutans* atteint 10 cm de longueur et forme de magnifiques petites méduses monotentaculées ; c'est également le cas d'*Euphysa aurata,* dont les méduses se rencontrent jusqu'à des profondeurs d'environ 1 000 m. Les différentes espèces du genre *Sarsia* émettent des méduses dont certaines bourgeonnent à tel point qu'elles peuvent parfois pulluler lorsque les eaux présentent des conditions optimales. *Perigonemus repens* est une forme fréquente sur les fonds vaseux ; elle émet de petites méduses bitentaculées à croissance rapide, pouvant atteindre 4 cm de longueur, taille exceptionnelle chez les Anthoméduses. Mais la méduse adulte ne ressemble en rien à ce jeune stade ; elle a été décrite sous le nom de *Leuckartiara octona* et c'est grâce aux élevages que les différents stades du polype et de la méduse jeune et adulte ont été réunis en une même espèce. Les *Podocoryne,* dont plusieurs espèces peuplent les eaux littorales, se fixent sur des coquilles de Mollusques habitées par un pagure et montrent un faible polymorphisme : des individus, les dactylozoïdes, privés de bouche et de tentacules, ne sont en fait que de simples masses bourrées de nématocystes et chargées de défendre la colonie.

Ordre des Thécates

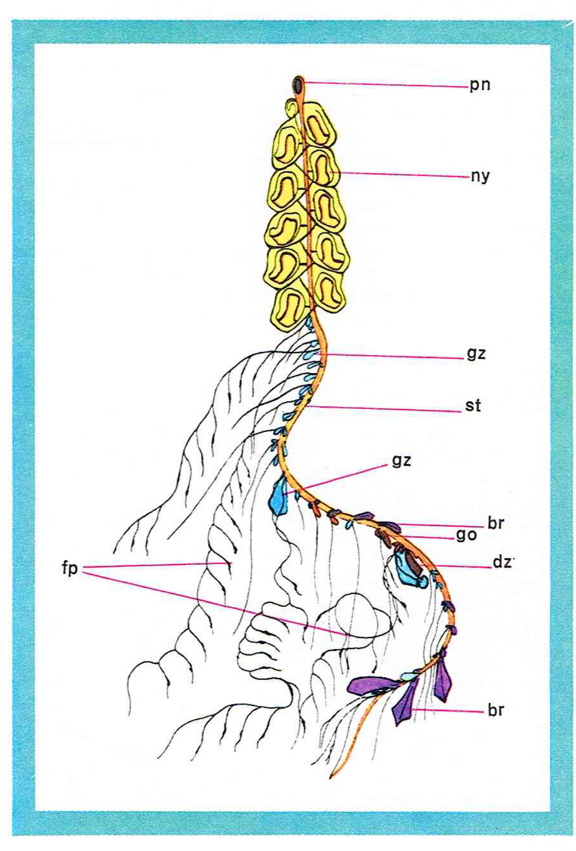
Les représentants de cet ordre (anciens Calyptoblastidés) différencient leurs œufs ou leurs bourgeons médusaires dans une sorte d'urne formée par la thèque, la gonothèque, fermée par un opercule, tandis que les polypes sont protégés par une hydrothèque. L'une et l'autre sont ornées d'anneaux à leur base et d'indentations autour de l'orifice, caractères importants pour la détermination des espèces.

Obelia gelatinosa et *Campanularia johnstoni* sont des formes très fréquentes le long des côtes ; au printemps et en automne, elles émettent de petites Leptoméduses qui sont parmi les plus nombreuses dans le plancton de la zone néritique. *Sertularia, Plumularia, Aglaophenia* et *Lytocarpa* n'émettent pas de méduses et mûrissent leurs œufs dans des gonothèques très modifiées. Par leur port, ces genres ressemblent à certaines Rhodophycées.

▼ *Les Siphonophores sont des organismes coloniaux ; à gauche,* **Porpita mediterranea** *; à droite, représentation schématique d'une colonie de* **Stephanomia bijuga** *; br, bractée ou phyllozoïde ; dz, dactylozoïde ; fp, filament pêcheur ; go, gonozoïde ; gz, gastrozoïde ; nz, nectozoïde ; pn, pneumatophore ; st, stolon.*



A. Margiocco



I.G.D.A.

Ordre des Hydrocoralliaires

Ces organismes, dont le type est *Millepora nodosa,* présentent des polypes très polymorphes qui seuls émergent de la masse compacte et calcaire du périsarc. Ils contribuent à la formation des récifs de coraux ; à cause de la virulence de leurs nématocystes, on les appelle « coraux de feu ».

Ordre des Limnoméduses

A partir de cet ordre, le stade de la méduse devient prépondérant et le polype, très régressé, de quelques millimètres de longueur, est souvent solitaire ou forme des colonies réduites à quatre ou cinq individus seulement. Les représentants vivent en eau douce ou saumâtre ; une espèce, *Craspedacusta sowerbii,* est commune en été dans les eaux calmes de l'Europe du Nord.

Ordre des Actinulides

Les représentants de cet ordre sont de curieuses petites formes, très voisines des larves actinules, d'où leur nom, mûrissant des œufs à développement direct dans des sortes de poches incubatrices. *Halammohydra* et *Otohydra* appartiennent à la faune littorale mésopsammique.

Ordres des Trachyméduses et Narcoméduses

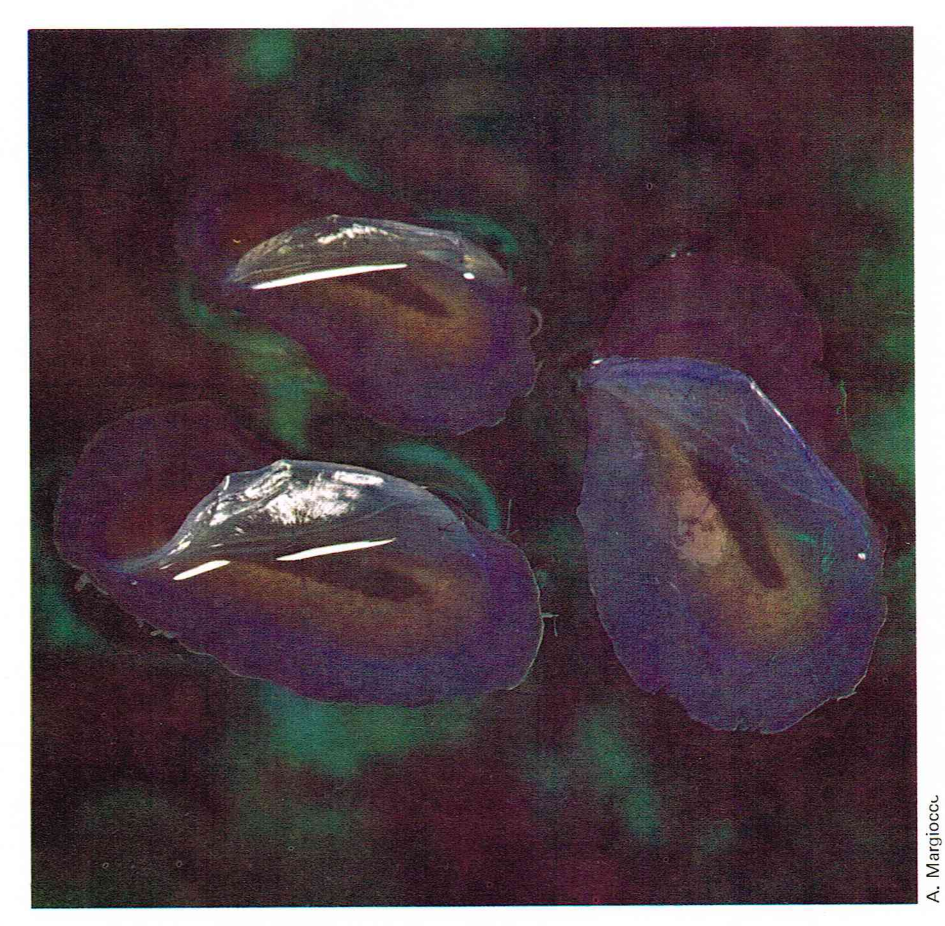
Dans ces deux ordres, seul le stade méduse existe. Les larves restent pélagiques et évoluent en méduses, Trachy- et Narcoméduses, qui diffèrent par la forme et l'ornementation du bord ombrellaire. Parmi les Trachyméduses, *Geryonia* est la plus grande des Hydroméduses avec 8 cm de diamètre. *Liriope tetraphylla* est l'espèce la plus abondante dans la zone néritique épipélagique, où elle provoque de véritables invasions. Certaines Narcoméduses ont un cycle évolutif encore inconnu ; le stade larvaire est parfois parasite de Trachyméduses ou peut présenter un bourgeonnement.

Super-ordre des Siphonophores

Ce super-ordre renferme des formes coloniales transparentes avec quelques parties colorées. Le polymorphisme est encore plus accusé : aux gastrozoïdes, dactylozoïdes et gonozoïdes s'ajoutent des individus différenciés pour permettre à la colonie de flotter et de se déplacer. La réalisation de la colonie peut se faire de deux manières, par la constitution d'une longue guirlande mesurant plusieurs mètres, le long de laquelle sont disposés des groupes d'individus, ou bien par la condensation des individus rassemblés à la face inférieure d'une sole ou d'un disque. Ce dernier cas pourrait bien dériver d'une colonie de polypes Athécates devenue pélagique. Les représentants sont quelquefois classés dans cet ordre, mais cette position systématique est encore controversée.

Le type des Siphonophores est la colonie linéaire se présentant sous la forme d'un long tube creux dont la paroi possède les deux feuillets caractéristiques. A l'extrémité supérieure, une vésicule pleine d'air rappelle une méduse modifiée sans manubrium ; c'est le flotteur, ou pneumatophore. Au-dessous s'opposent deux séries de cloches natatoires, ou nectozoïdes, semblables à une méduse sans manubrium, ni tentacules, ni organes sensitifs, dont l'ouverture est dirigée vers l'extérieur et vers le bas. Les cloches possèdent une musculature très développée dont les contractions chassent l'eau emprisonnée et provoquent un déplacement dans le sens opposé. Ensuite sont disposés des membres de la colonie réunis en petits groupes formant une cormidie. De haut en bas, on rencontre : un phyllozoïde aplati en bouclier ou en écaille, qui joue un rôle de protection ; un gastrozoïde nourricier, de la base duquel part un long filament présentant des boutons pédonculés sur son trajet (boutons urticants ou tentilles chargés de nématocyses), c'est le filament pêcheur homologué à un dactylozoïde ; un cystozoïde qui rappelle par sa forme un gastrozoïde (sa bouche est cependant plus étroite et sa cavité est tapissée de cellules excrétrices, il est chargé de la fonction d'excrétion) ; s'y ajoutent un individu sensitif et des gonozoïdes mâles ou femelles qui produisent soit des médusoïdes, soit de vraies méduses Anthoméduses qui ne semblent pas avoir de bouche fonctionnelle et sont envahies par des chlorelles.

Le nombre de cormidies sur un stolon peut être très élevé. La formation de la colonie s'établit dès le stade planule. La larve évolue en présentant à une extrémité un épaississement ectodermique qui se creuse d'une cavité ; c'est l'ébauche du pneumatophore. A l'extrémité opposée se différencie un gastrozoïde qui porte déjà à sa base un filament pêcheur. La larve est alors une larve siphonula. Le stolon entre le pneumatophore et le gastrozoïde s'allonge et donne naissance, par bourgeonnement, aux différents individus des cormidies successives.

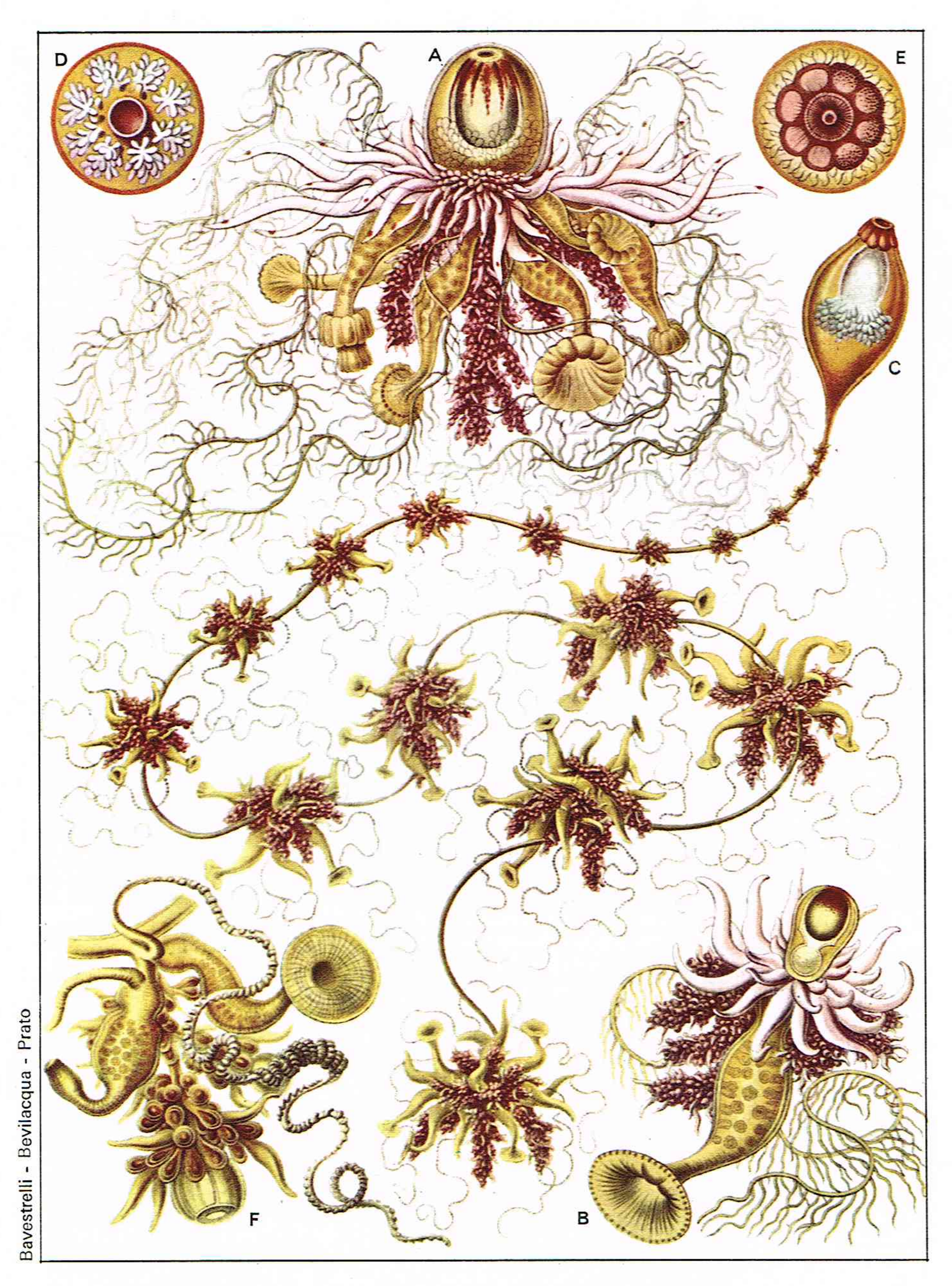


A. Margiocco

▲ ***Chez les vélelles (Siphonophores Disconanthes), le disque porte une crête qui sort de l'eau.***

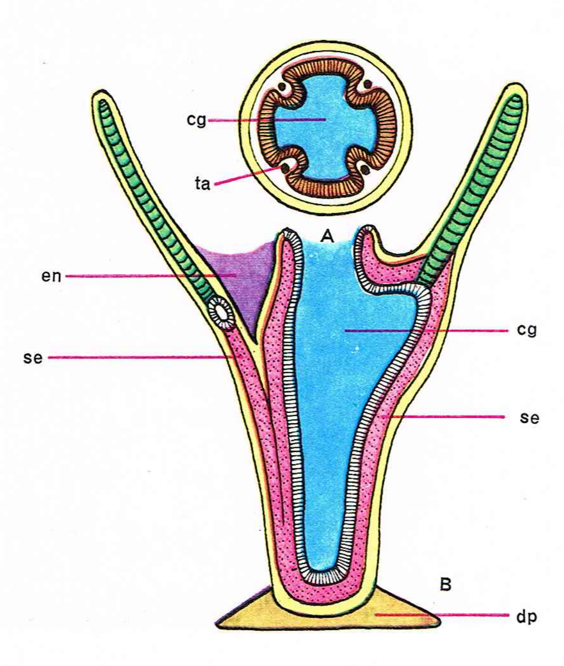
Ordre des Disconanthes

Ces organismes ont une position systématique encore imprécise. La colonie est grande, elliptique, répartie sous un disque qui flotte à la surface. A la partie supérieure, le pneumatophore est divisé par des cloisons en une série de compartiments annulaires disposés autour d'une chambre centrale. Ces compartiments communiquent entre eux et s'ouvrent par des stigmas, directement à l'extérieur. De ce pneumatophore partent, en profondeur, des tubes qui traversent les couches sous-jacentes : une couche hépatique, dont les cellules sécrètent des ferments digestifs, une couche de soutien riche en nématoblastes, et une couche rénale renfermant des cellules excrétrices bourrées de cristaux de guanine. Au-dessous s'étale la colonie d'individus avec, au centre, un gastrozoïde entouré de plusieurs verticilles de gonozoïdes qui donnent des méduses. Sur le pourtour de la sole, un verticille de dactylozoïdes assure la défense de la colonie. Le genre *Velella* est fréquent à la surface de la mer dans les régions tempérées et chaudes des deux hémisphères ; son disque est hérissé d'une crête sortant de l'eau dont l'orientation varie suivant la direction des vents dominants. Ses méduses sont appelées *Chrysomitra*. Le genre *Porpita* a la même organisation, mais il est dépourvu de crête ; sa méduse est une *Discomitra*. Ces deux méduses sont rangées dans les Anthoméduses dans la famille des Chondrophoridés, ce qui prouve l'incertitude de la position systématique de cet ordre.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *Représentation stylisée de quelques types de Siphonophores (d'après Haeckel) ; A,* **Epibulia ritteriana** *de l'océan Indien ; B,* **Cystalia monogastrica** *de Ceylan ; C-F,* **Salacia polygastrica** *(D, vue apicale ; E, pneumatophore vu par-dessus ; F, cormidie).*



▶ *Section transversale (A) et longitudinale (B) d'un polype de Scyphozoaire ; cg, cavité gastrovasculaire ; dp, disque pédieux ; en, entonnoir ; se, septum ; ta, tæniole.*

I.G.D.A.

Ordre des Siphonanthes

Les représentants de cet ordre sont encore appelés « Siphonophores vrais ». Ils renferment trois sous-ordres, différenciés par la disposition plus ou moins complexe des individus sur le stolon.

Sous-ordre des Physonectes

Ces organismes possèdent tous les éléments caractéristiques d'une colonie de Siphonophores. Les différents genres se distinguent par la longueur du stolon, la position des éléments sur ce stolon et le mode de reproduction. *Forskalia* peut atteindre 10 à 20 m en état d'extension. *Physophora* est une colonie de petite taille, réduite encore par la concentration de toutes les cormidies sur un plateau vésiculeux au-dessous des nectozoïdes.

Sous-ordre des Cystonectes

Les représentants de cet ordre n'ont pas de cloches natatoires et les cormidies sont dépourvues de phyllozoïdes protecteurs. Un genre est bien connu des marins, la physalie ou « navire de guerre portugais », dont le pneumatophore émerge à la surface.

Sous-ordre des Calicophores

Ces organismes n'ont pas de pneumatophore, et leurs cormidies, réduites, ne possèdent plus de dactylozoïdes. Les gamètes mûrissent dans des cloches séparées, les eudoxies, qui sont libérées et disséminent dans la mer les produits génitaux. La stabilité est assurée par des oléocystes, capsules remplies d'huile situées au sommet de la colonie. *Hippopodius* et *Abylopsis* n'ont que deux cloches ; chez *Monophyes,* une seule cloche persiste. Ces espèces sont fréquentes dans le plancton et ont une large répartition spatiale.

SCYPHOZOAIRES

Le terme de Scyphozoaires *(Scyphozoa)* désigne une classe de Cnidaires marins connus surtout par des méduses de taille parfois très grande et distinctes des Hydroméduses par plusieurs caractères, notamment par l'absence de velum, d'où le nom d'acraspèdes qui leur a été donné par opposition aux méduses craspédotes. On les nomme aussi acalèphes. Ces formes nageuses résultent fréquemment de la métamorphose d'*éphyrules,* petites formations discoïdes libérées par la segmentation transversale d'un polype, ou scyphopolype, qui représente l'individu véritable.

L'ombrelle des « Scyphoméduses », discoïde, globuleuse, cubique ou en dôme, porte sur son bord simple ou lobé des organes sensoriels souvent très complexes, ou *rhopalies,* parfois aussi des tentacules. A sa face inférieure pend le manubrium ouvert par une bouche quadrangulaire (indice d'une symétrie tétramère) qui donne accès au système gastrovasculaire constitué par un estomac central pourvu de filaments gastriques et un sinus coronaire périphérique. La compartimentation de l'estomac, qui peut atteindre une grande complexité, résulte de fusions localisées des lames endodermiques exombrellaires et sous-ombrellaires. C'est ainsi que naissent parfois des septums gastriques séparant l'estomac central, ou *centrogaster,* des poches gastriques, sauf au niveau des ostiums gastriques. D'autres septums, radiaires, peuvent compartimenter la périphérie de la cavité gastrovasculaire.

Les Scyphoméduses ne possèdent pas toujours un véritable canal circulaire, mais des ostiums ménagés au niveau des septums radiaires pourraient en représenter l'équivalent. Les fusions peuvent être si nombreuses que la cavité digestive se réduit à un réseau bien défini de canaux, réseau dont la connaissance est souvent nécessaire à l'identification des méduses. Le système nerveux comprend deux réseaux de fibres, l'un diffus, l'autre dit « à fibres géantes ». Chez les Cuboméduses exclusivement apparaît un véritable anneau nerveux submarginal en rapport avec huit centres ganglionnaires. Dans certains groupes, la paroi sous-ombrellaire se déprime en quatre poches subgénitales plus ou moins profondes, laissant

voir les gonades par transparence. Celles-ci, en fer à cheval, en arc ou en W, naissent à partir de l'endoderme du sinus coronaire. Les gamètes sont émis à l'extérieur par la cavité gastrovasculaire. Les sexes ne sont réunis que dans le genre *Chrysaora*.

Le développement n'est connu que dans quelques cas. Les œufs produits par les méduses engendrent des planules ciliées qui, après fixation, deviennent les scyphopolypes, ou scyphistomes, dont la taille est en général de quelques millimètres, rarement de 1 ou 2 cm. Ces polypes ont la forme d'un calice; leur pédoncule, effilé jusqu'au disque de fixation qui le supporte, se prolonge par une colonne gastrique terminée à sa partie supérieure par un disque péristomial au centre duquel s'ouvre la bouche de section quadrangulaire. Le bord du calice porte des tentacules. La cavité gastrovasculaire occupe l'intérieur du calice et s'étend loin dans le pédoncule; elle est compartimentée en quatre poches gastriques par autant de bourrelets septaux interradiaires allongés du pharynx au pédoncule. Puis quatre dépressions profondes du disque péristomial, entre les angles buccaux, s'enfoncent dans ces bourrelets pour constituer les *tænioles*. Sur le scyphistome se creusent ensuite de plus en plus une ou plusieurs constrictions annulaires à partir du disque péristomial; le scyphistome est alors devenu le strobile. Les éphyrules s'en détachent, puis, en grandissant, se métamorphosent en méduses.

Ce cycle métagénétique est loin d'être général; ainsi, chez les Cuboméduses, le polype évolue directement en méduse, tandis que, dans une ou deux autres espèces, la forme méduse libre fait défaut, ce qui entraînerait même sans doute, selon Werner (1971), l'absence chez *Tesseroscyphus* de tout développement sexué.

Le cycle est hypogénétique chez les Stauroméduses, où le polype fixé possède les caractères essentiels de la méduse, et chez *Pelagia,* où la planule se transforme directement en une méduse. En fait, le cycle vital n'est connu que pour un nombre d'espèces très restreint, car, si les méduses se distinguent aisément les unes des autres, il est plutôt rare que des polypes puissent être identifiés. De belles découvertes réalisées ces dernières années ont remis en question la réalité de l'alternance des générations, surtout à la suite de la description de polypes producteurs de strobiles de polypes et non pas d'éphyrules. (H. Thiel, 1963). On ne saurait considérer que ce problème soit résolu.

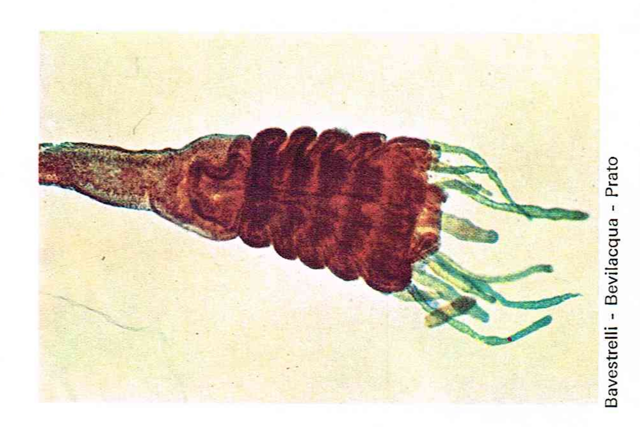
Ordre des Stauroméduses

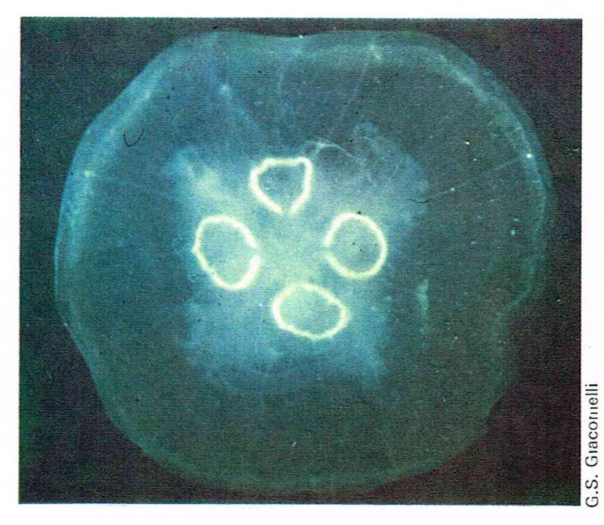
Fixés sur des Végétaux marins, ces Animaux combinent l'organisation du scyphistome et celle d'une méduse qui serait fixée par le sommet étiré de l'exombrelle. Le bord du calice s'échancre, laissant en saillie huit bras hérissés de touffes de tentacules creux terminés par un renflement abondamment pourvu de nématocystes. Au fond des échancrures, dans les plans perradiaux et interradiaux, existent soit de petits organes glandulaires, les ancres marginales, soit des tentacules capités.

Comme le scyphistome, la Stauroméduse possède de profonds entonnoirs ou saccules septaux fixés à la paroi de l'Animal par des septums. Par transparence, on voit les gonades disposées par paires ainsi que des phacelles, ou filaments gastriques. *Lucernaria,* des régions nordiques, et *Haliclystus,* à vaste répartition, sont les formes les mieux connues.

Ordre des Cuboméduses

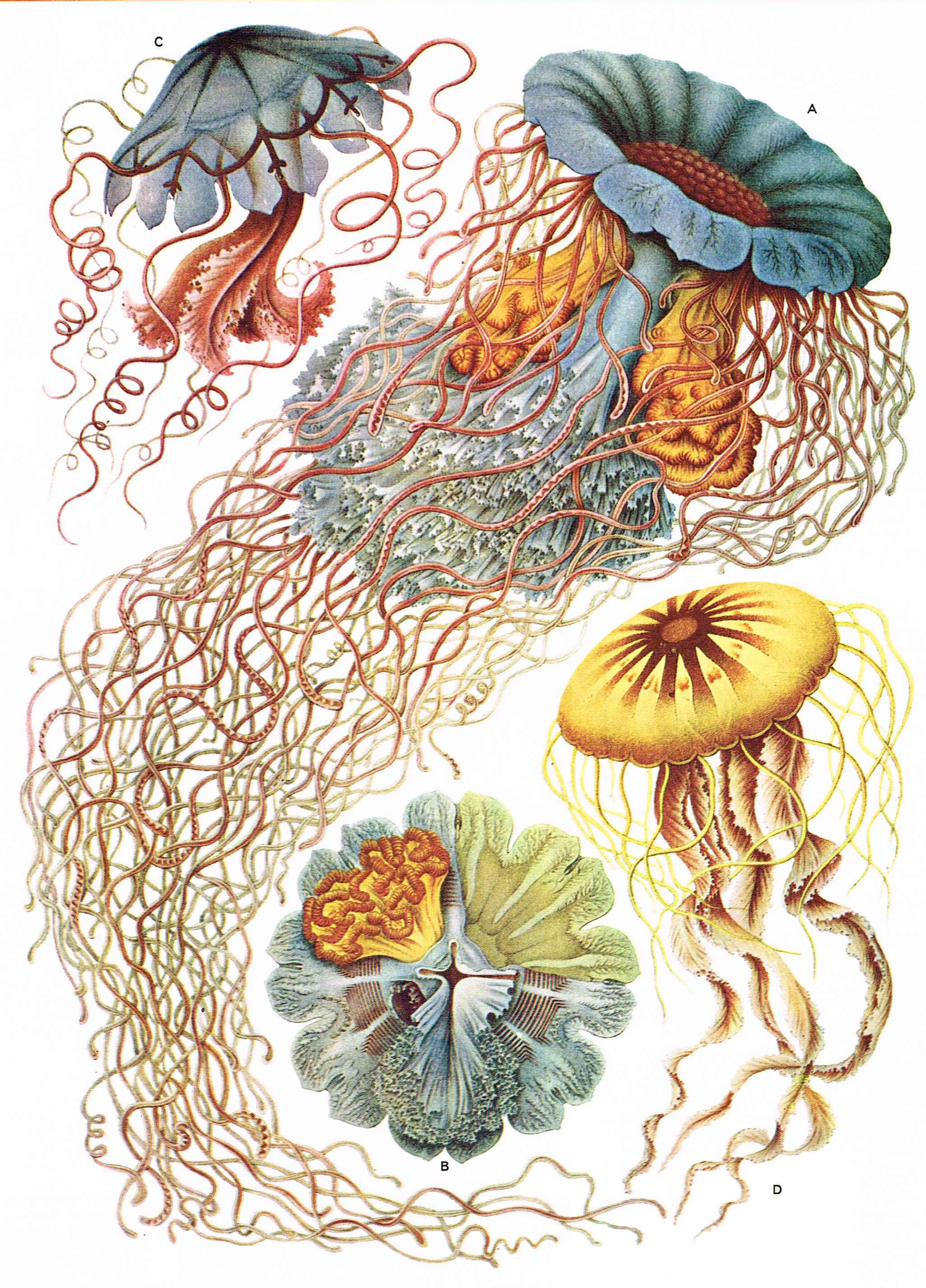
Cet ordre occupe une place très particulière parmi les Scyphozoaires. Il groupe des méduses de forme cubique, pyramidale ou subhémisphérique, dont la cavité ombrellaire, profonde, se trouve rétrécie par une membrane ou vélarium. Sur le bord de l'ombrelle, on distingue quatre rhopalies, qui, chez certaines formes, portent des yeux simples ou composés avec cristallin, corps vitré et rétine. Les quatre tentacules naissent de renflements d'origine sous-ombrellaire, les pédalies. Le caractère le plus important de ces méduses a été découvert à la suite d'élevages de polypes de *Tripedalia cystophora* par Werner, Cutress et Studebaker (1971) et réside dans leur origine. Elles résultent d'une transformation directe du polype, qui, de la sorte, s'apparente plus à l'hydropolype qu'au scyphopolype.


Bavestrelli - Bevilacqua - Prato


G.S. Giacomelli


G. Mazza

Certains Scyphozoaires présentent deux types d'individus : le polype (en haut, polype d'*Aurelia*) et la méduse (au milieu, méduse d'*Aurelia*) ; chez d'autres espèces (*Pelagia noctulica*, en bas) la larve planule se transforme directement en méduse.



Quelques méduses d’une grande beauté (d’après Haeckel) : Desmonema annasethe *(A); vue inférieure de l’ombrelle de cette même espèce après élimination des filaments (B);* Floscula promethea *(C);* Chrysaora mediterranea *(D).*

Les Cuboméduses sont voraces et capturent à l'aide de leurs tentacules richement pourvus de nématocystes de petits Poissons, des Crustacés ou des Annélides Polychètes. *Carybdea, Tamoya* et *Tripedalia* sont inoffensifs ; en revanche, deux formes exotiques sont très redoutées : *Chiropsalmus quadrigatus*, la « méduse de feu » de Malaisie, et surtout *Chironex fleckeri*, qui a causé la mort d'assez nombreux baigneurs sur les plages du nord de l'Australie. La piqûre de cette méduse transparente entraîne la mort dans un laps de temps variant d'une demi-minute à quatre heures, et cela dans de grandes souffrances. Le venin a une activité hémolytique ; son caractère antigénique a été reconnu et de très nombreuses recherches ont été entreprises en Australie afin de prévenir ou de guérir les accidents.

Ordre des Coronates

Les méduses de cet ordre sont pour la plupart connues depuis longtemps et bien caractérisées par un sillon coronaire circulaire et profond qui partage l'ombrelle en un disque ombrellaire et une portion périphérique dont la marge se découpe en lobes. L'ombrelle est assez plate, globuleuse ou conique et surélevée. La région périphérique est marquée par des dépressions radiaires situées entre des zones convexes ou *pédalies*, dont chacune porte soit un tentacule, soit une rhopalie. La face sous-ombrellaire est creusée d'entonnoirs septaux qui compliquent plus ou moins la conformation de la cavité gastrovasculaire, selon la hauteur de l'ombrelle. Ces dernières années, la découverte de scyphistomes a permis, après élevage, de définir le cycle métagénétique de deux de ces méduses (Werner, 1967) : *Nausithoe punctata* et *Atorella vanhoffeni*. En fait, de nombreux polypes de même type, caractérisés par l'existence d'une thèque protectrice à denticules internes, ont été décrits sous le nom de *Stephanoscyphus*. Cette thèque doit dériver assez directement de celle des *Conulata* fossiles (Werner). Il est probable que certains de ces scyphistomes engendrent des méduses Coronates. Ce groupe englobe donc une série de formes méduses bien caractérisées et des polypes dénommés *Stephanoscyphus*, dont deux au moins sont identifiés.

Periphylla, Atolla et *Linuche* sont les représentants les plus connus. Le polype d'un *Nausithoe* est exceptionnel, car il élabore des éléments germinaux mâles et femelles.

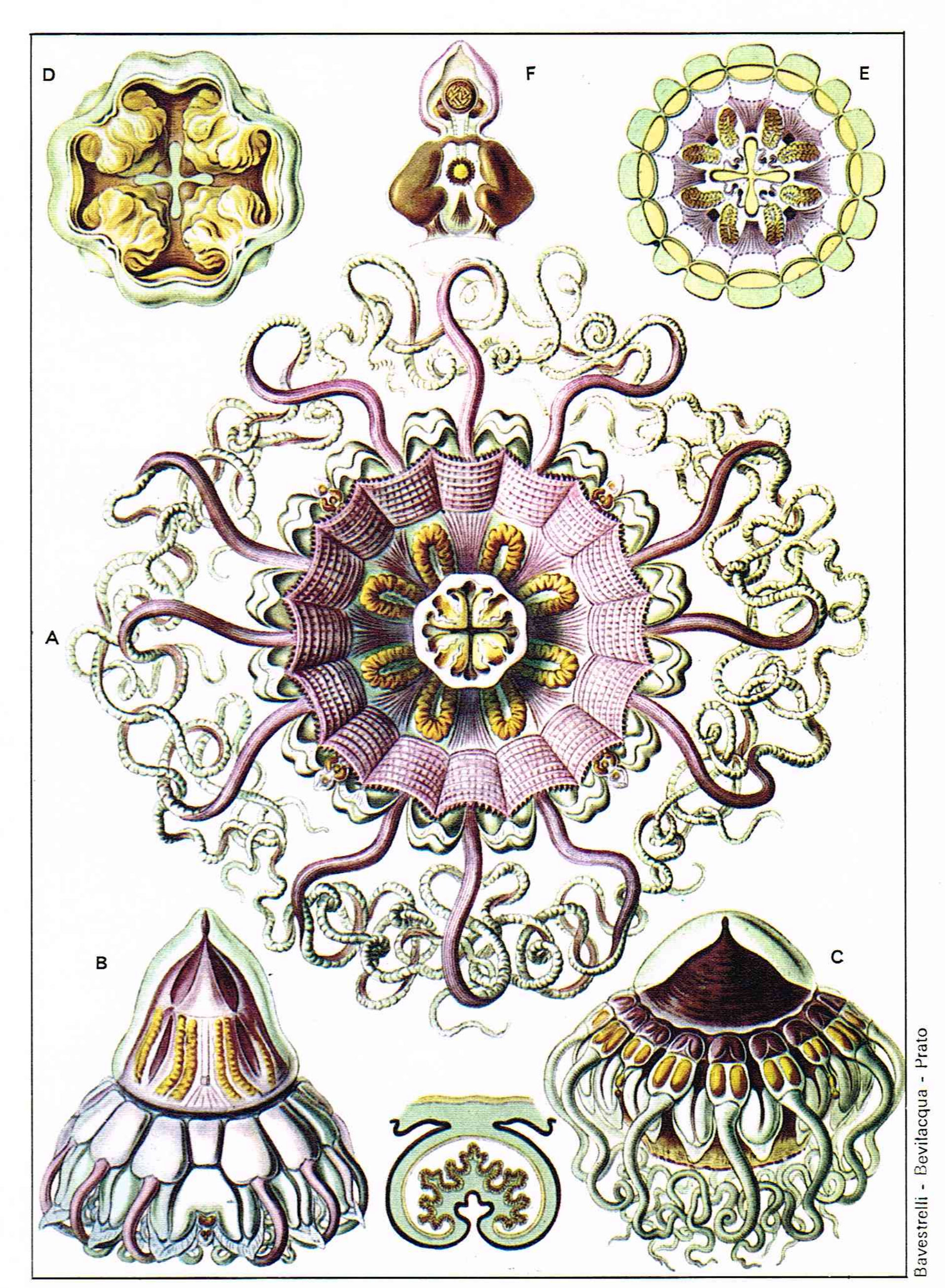
Ordre des Semaeostomes

De nombreuses méduses très communes telles qu'*Aurelia, Chrysaora, Cyanea* et *Pelagia* appartiennent à ce groupe. Certaines sont délicatement colorées, d'autres sont remarquables par l'intensité de leurs tons ou par la présence de bandes radiaires sur l'ombrelle. Celle-ci n'est pas toujours découpée en lobes nets. Au-dessous, le manubrium s'étire en quatre longs bras oraux à bords frangés et plissés. Les *Cyanea*, de teinte bleue, remontent de la Floride ou de la Manche jusqu'au Groenland et au Spitzberg. Leur manubrium prend l'aspect d'un rideau extrêmement plissé, masqué par plus d'un millier de tentacules. Leur taille atteint 2,30 m de diamètre ; leurs tentacules, de 20 m de long environ, explorent un énorme volume d'eau. De l'estomac central divergent des canaux radiaires qui débouchent parfois dans un canal circulaire et se prolongent au-delà jusqu'aux rhopalies et dans les tentacules.

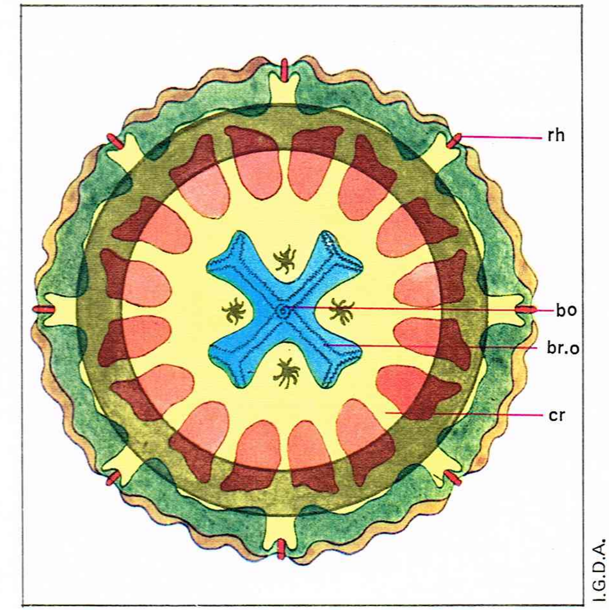
La plupart des Semaeostomes ont un cycle de reproduction métagénétique, sauf *Pelagia*, qui est hypogénétique, et peut-être aussi les *Stygiomedusa*, dont la découverte en profondeur est récente et qui sont vivipares. Les polypes d'*Aurelia* et de *Chrysaora* montrent divers types de reproduction asexuée par bourgeons et kystes pédieux ou podocystes. La strobilation engendre parfois des éphyrules spiralées ou des polypes (H. Thiel, 1963) ; elle se prolonge pendant au moins trois ou quatre ans.

Ordre des Rhizostomes

Cet ordre, bien caractérisé par le remplacement de la bouche centrale par une multitude d'ostioles buccaux répartis sur les bras oraux, a été démembré par M. E. Thiel (1970) en deux ordres distincts, ceux des *Cepheida* et des *Rhizostomida*.



▲ ***Quelques méduses de Scyphozoaires Coronates (d'après Haeckel).*** **Periphylla mirabilis** ***en vue orale (A) et latérale (B) ;*** **P. peronii** ***en vue latérale (C) ;*** **P. hyacintina** ***vu du disque oral (D) ;*** **P. mirabilis,** ***coupe transversale (E) ; détail d'une rhopalie (F) ; coupe transversale d'un muscle tentaculaire (G).***



◀ ***Détail d'un spécimen jeune de*** **Rhizostoma** ***(Scyphoméduse) ; bo, bouche ; br.o, bras oral ; cr, canal radiaire ; rh, rhopalie.***

▶ *A gauche,* Rhizostoma pulmo, *appelé poumon de mer; à droite, en haut et en bas, deux aspects d'une méduse commune dans la Méditerranée :* Cotylorhiza tuberculata.



A. Margiocco



G.S. Giacomelli



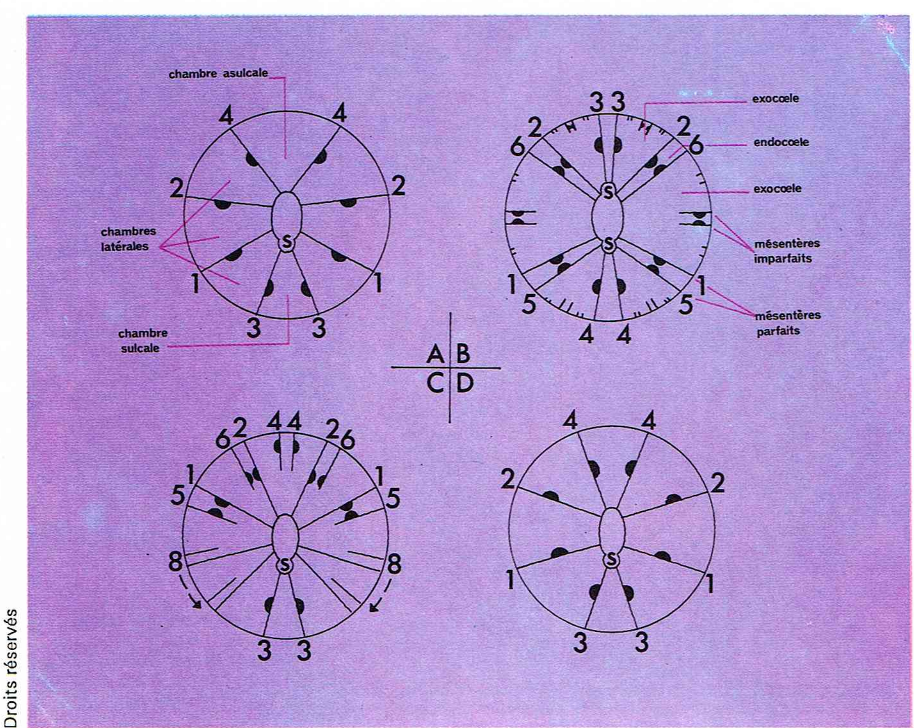
G.S. Giacomelli

Page ci-contre :
▶ *Deux représentants de la classe des Anthozoaires; sur la gauche,* Agaricia, *un Hexacoralliaire; à droite et dressé,* Gorgonia, *un Octocoralliaire.*

Dans l'ensemble, l'ombrelle à bords découpés en lobes ne porte pas de tentacules. Le sinus gastrique, par suite de nombreuses fusions, s'est modifié en un réseau complexe de canaux. Les cavités subgénitales confluent en un « portique » tel que les petits ostiums se voient entre les piliers que forme la base des bras oraux. La bouche est cependant ouverte dans le jeune âge. Les bras oraux sont libres, simples ou ramifiés *(Cassiopea)*, coalescents sur une partie de leur longueur ou sur presque toute leur hauteur *(Stomolophus)*. Ils peuvent porter des « épaulettes », sortes de bras pairs aplatis et découpés. A l'extrémité des bras oraux existent divers appendices : de courts tentacules, des fouets allongés ou des ventouses. Les appendices claviformes terminaux des *Rhizostoma*, perforés à leur extrémité, assurent le rejet du flux qui a circulé dans les espaces gastrovasculaires. La strobilation, bien étudiée chez les *Cassiopea* de la mangrove ou chez les *Cotylorhiza*, est de type monodisque, car chaque strobile ne produit qu'une éphyrule.

Les Rhizostomes vivent pour la plupart dans l'Indo-Pacifique; sur nos côtes, ils sont représentés surtout par les *Rhizostoma*, connus depuis l'Antiquité sous le nom de « poumons de mer ».

▼ *Mésentères et musculature chez les Octocoralliaires (A), les Actiniaires (B), les Zoanthaires (C) et les Cérianthaires (D); les chiffres indiquent l'ordre d'apparition au cours de l'embryogenèse; S : siphonoglyphe.*



ANTHOZOAIRES

Les Anthozoaires ou « Animaux-fleurs » sont ainsi dénommés pour leur beauté, la grâce de leurs colonies épanouies, la délicatesse et la variété de leurs coloris. Comprenant les formes les plus connues et le plus grand nombre d'espèces de Cnidaires marins (six mille environ), ils sont essentiellement caractérisés par la présence d'une seule sorte d'individus, les polypes, le stade méduse n'existant pas. Renfermant des Animaux très divers, ils sont tantôt répandus dans les eaux peu profondes des rivages des mers tempérées, tantôt particulièrement abondants dans les zones benthiques intertropicales.

Ils sont solitaires (Actiniaires, Cérianthaires, certains représentants des Scléractiniaires) ou coloniaux (Octocoralliaires, Scléractiniaires, Zoanthaires, Antipathaires) et fréquemment fixés sur les fonds rocheux ou partiellement enfouis dans les sédiments meubles, vaseux ou sableux; certaines espèces sont capables d'effectuer quelques déplacements.

La structure des polypes est un peu plus complexe que celle des Hydraires et la paroi est plus épaisse. Ces polypes cylindriques présentent une portion basale fixée au substratum chez les solitaires, ou plongée dans un cœnosarc plus ou moins charnu ou ramifié chez les

coloniaux, et une portion distale épanouie, à disque buccal entouré d'un ou plusieurs cercles de tentacules creux.

Les polypes sont limités extérieurement par une couche ectodermique qui s'infléchit intérieurement dans la cavité gastrique au niveau de l'orifice oral pour former un pharynx (stomodeum ou actinopharynx) pendant librement dans la cavité générale et pourvu d'une ou deux gouttières ciliées longitudinales (siphonoglyphe ou sulcus) qui, lors de la contraction du polype, contribuent à la circulation de l'eau à l'intérieur de la cavité générale.

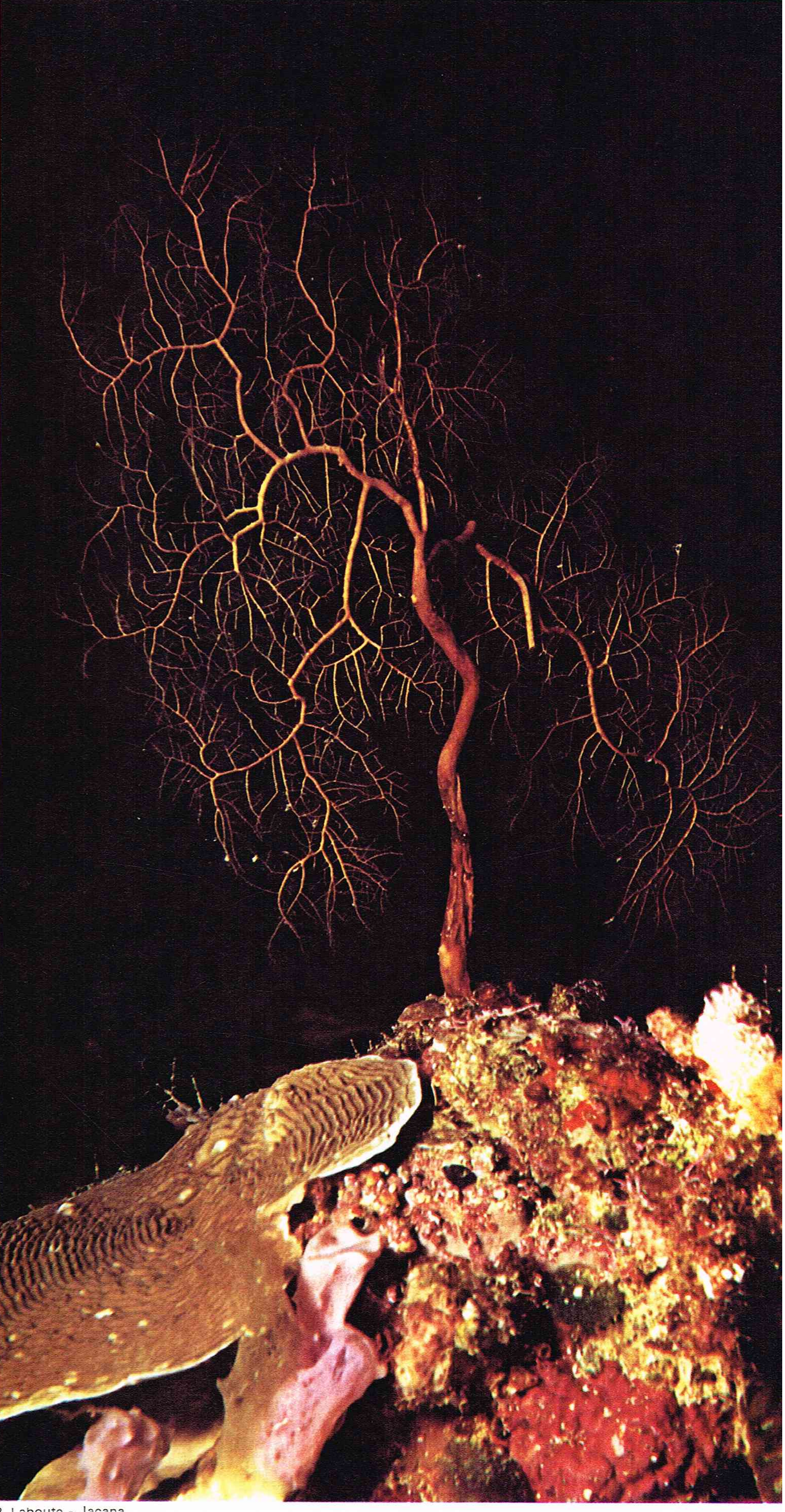
La cavité polypaire est compartimentée en chambres plus ou moins nombreuses par des cloisons membraneuses verticales à disposition radiaire (mésentères ou sarcoseptes). Elles sont en nombre variable : huit chez les Octocoralliaires et six ou un multiple de six pour la majorité des autres Anthozoaires. Elles sont attachées à la paroi de la cavité générale et libres en son centre (sauf chez quelques ordres), mais au niveau du pharynx toutes ou quelques-unes d'entre elles sont fixées, déterminant ainsi de véritables loges. Les mésentères sont essentiellement composés de deux couches ectodermiques enserrant une fine lamelle mésogléenne et présentent fréquemment sur une certaine longueur de leurs bords libres des sortes de bourrelets : les filaments mésentériques, rappelant les filaments gastriques des Scyphozoaires. Ces filaments sont spécialisés dans la digestion enzymatique des aliments et dans l'entretien d'un courant d'eau exhalant, contribuant ainsi à la fonction respiratoire. Dans bien des cas, le nombre des loges correspond à celui des tentacules, la cavité tentaculaire étant la continuation directe de la chambre radiaire sous-jacente. Chaque mésentère porte généralement sur sa face sulcale une musculature longitudinale et parfois sur sa face asulcale une musculature transverse. La disposition des tentacules et des mésentères confère à ces polypes une symétrie radiaire apparente, alors que l'allongement de l'orifice oral, la position du siphonoglyphe et des muscles longitudinaux font apparaître l'existence d'une symétrie bilatérale réelle : la symétrie des Anthozoaires est donc typiquement radiobilatérale.

Les Anthozoaires présentent parfois un exosquelette (corné et ténu ou massif et calcaire) ou un endosquelette (sous forme de spicules calcaires noyés dans la mésoglée, ou constitué d'un axe corné ou cornéocalcaire). La reproduction est asexuée (bourgeonnement, scissiparité) ou sexuée, les colonies étant alors monoïques ou dioïques. Les cellules sexuelles, d'origine endodermique, sont distribuées le long des mésentères. Les colonies sont ovipares, vivipares ou larvipares, les larves appartenant au type planula.

Les Anthozoaires se subdivisent en deux sous-classes, déterminées par le nombre de leurs mésentères : les Octocoralliaires et les Hexacoralliaires.

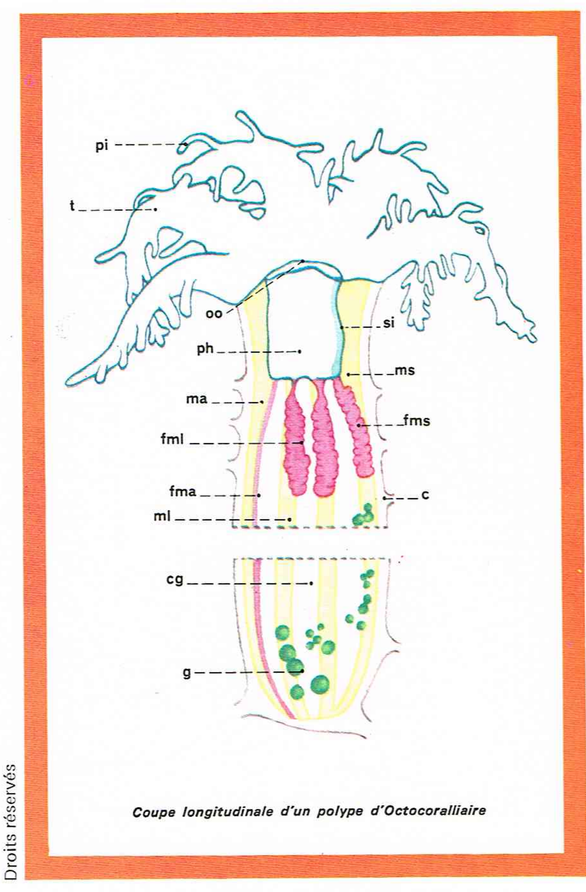
Sous-classe des Octocoralliaires

Ce sont des Anthozoaires marins, coloniaux, généralement sédentaires, dont les polypes présentent une construction octamère apparente et une symétrie bilatérale réelle. Les polypes, émergeant différemment suivant les ordres, présentent toujours un disque buccal entouré de huit tentacules creux à ramifications plus ou moins ténues, les pinnules. L'orifice oral, allongé, ovale, possède une légère dilatation correspondant à un siphonoglyphe qui s'étend longitudinalement à l'intérieur du pharynx et dont l'activité ciliaire entretient un courant inhalant. Le pharynx est aplati et relié à la paroi interne du zoïde (polype) par huit mésentères. Ainsi se déterminent à ce niveau huit chambres radiaires, dont une asulcale, une sulcale et six latérales. Au-dessous du pharynx, les mésentères sont libres dans la cavité gastrovasculaire et leurs bords sont épaissis en filaments mésentériques : six d'entre eux (sulcaux et latéraux), courts et endodermiques, assurent la fonction digestive, alors que les deux asulcaux, longs et ectodermiques, exercent, par le battement continu de leurs cils, un courant exhalant. Les muscles mésentériques transversaux (asulcaux) sont faibles alors que les muscles longitudinaux (sulcaux) sont puissants. Au niveau inférieur de la cavité gastrovasculaire, le bord des six mésentères sulcaux et latéraux présente une accumulation de cellules germinales. Les colonies sont dioïques ou monoïques, et il y a protandrie ou protogynie chez les colonies hermaphrodites.



P. Laboute - Jacana

▶ *Coupe longitudinale d'un polype d'Octocoralliaire; c, canal endodermique; cg, cavité gastrovasculaire; fma, filament mésentérique asulcal; fml, filament mésentérique latéral; fms, filament mésentérique sulcal; g, gonade; ma, mésentère asulcal; ml, mésentère latéral; ms, mésentère sulcal; oo, orifice oral; ph, pharynx; pi, pinnule; si, siphonoglyphe; t, tentacule.*



Coupe longitudinale d'un polype d'Octocoralliaire

Le dimorphisme des polypes est constant *(Pennatulacea)* ou rare *(Alcyonacea, Gorgonacea)*, alors que le trimorphisme est exceptionnel *(Alcyonacea, Pennatulacea)*. Les zoïdes normaux ou autozoïdes sont généralement fertiles et de grande taille alors que les siphonozoïdes (servant à la circulation de l'eau) et les mésozoïdes, plus petits, sont stériles. Les nouveaux polypes naissent par bourgeonnement sur les *solenia* (canaux endodermiques faisant communiquer les cavités gastrales), tantôt indépendamment les uns des autres à la base de la colonie, tantôt sur les parois des zoïdes existants. A l'exception de l'exosquelette des Stolonifères les plus primitifs, les Octocoralliaires sont munis d'un endosquelette calcaire ou corné. Les colonies sont richement colorées, luminescentes, la pigmentation étant surtout localisée dans les spicules (sclérites) et exceptionnellement dans les tissus épithéliaux.

Les Octocoralliaires vivent dans tous les océans, à des profondeurs variables, littorales ou abyssales; ils sont rares dans les mers peu salées et particulièrement abondants dans les eaux chaudes intertropicales.

Ordre des Stolonifères

Les représentants de cet ordre sont des Octocoralliaires dont les colonies sont composées de polypes de taille variable, cylindriques ou légèrement coniques, étalés sur un support par un stolon basal, plus ou moins divergent, un fin ruban ou une mince plaque membraneuse. La portion distale (anthocodie) comprenant les tentacules est habituellement rétractile dans la portion basale (anthostèle). La colonie prend naissance à partir d'un polype initial qui envoie des stolons ou des plaques sur lesquels naissent par gemmation, dans des directions variées, de nouveaux individus. Les cavités gastrales ne communiquent pas directement entre elles, mais au moyen de canaux endodermiques, ou solenia, inclus dans les stolons et les plaques.

La famille des **Cornulariidés** renferme des colonies de petite taille caractérisées par la présence sur les stolons et les anthostèles d'une fine cuticule cornée externe et par l'absence totale de spicules. Les espèces, assez rares, se rencontrent en Méditerranée et dans les océans Indien et Pacifique.

La famille des **Clavulariidés** comprend de petites colonies dont le squelette interne se compose de spicules particulièrement abondants sur les stolons, les plaques basilaires et les anthostèles. Elle est répandue en Méditerranée et dans les eaux tempérées des océans Atlantique, Indien et Pacifique.

La famille des **Tubiporidés** présente de longs polypes formant des tubes rigides composés de spicules fusionnés. L'espèce la plus connue, *Tubipora musica,* porte le nom d'« orgue de mer » par suite de l'aspect de son polypier. Les sclérites, d'une belle teinte rouge, sont très abondants et si parfaitement engrenés les uns dans les autres qu'ils forment un squelette rigide reproduisant parfaitement la forme du tissu vivant. Les tubes, légèrement divergents, sont reliés à différents niveaux par de nouvelles lamelles calcaires rigides et spiculées, les plates-formes, horizontales, contenant les solenia. La portion vivante, comprenant des polypes vert émeraude, se situe dans la partie supérieure de la masse coloniale; il y a abandon progressif des zones squelettiques inférieures âgées; les jeunes individus naissent toujours sur les plates-formes nouvelles, ce qui donne à l'ensemble du polypier une taille élevée et de plus en plus large. *Tubipora musica* est une espèce tropicale abondante dans l'océan Indien et l'océan Pacifique, où elle contribue à la formation des récifs coralliens par ses constructions importantes.

Ordre des Télestacés

Cet ordre comprend des Octocoralliaires dont les colonies, dressées, ramifiées et minces, sont réparties sur des stolons rubanés, réticulés ou membraneux. Le polype primaire donne naissance latéralement et à différents niveaux à des polypes secondaires, ceux-ci à des zoïdes tertiaires et, de proche en proche, à des individus de quatrième et de cinquième ordre. Les spicules sont nombreux, libres, partiellement ou totalement fusionnés, constituant alors des tubes rigides renfermant les anthostèles.

La famille des **Télestidés** comprend des colonies monopodiales qui ont un polype initial plus grand que les suivants; on les rencontre dans les océans Atlantique, Indien et Pacifique.

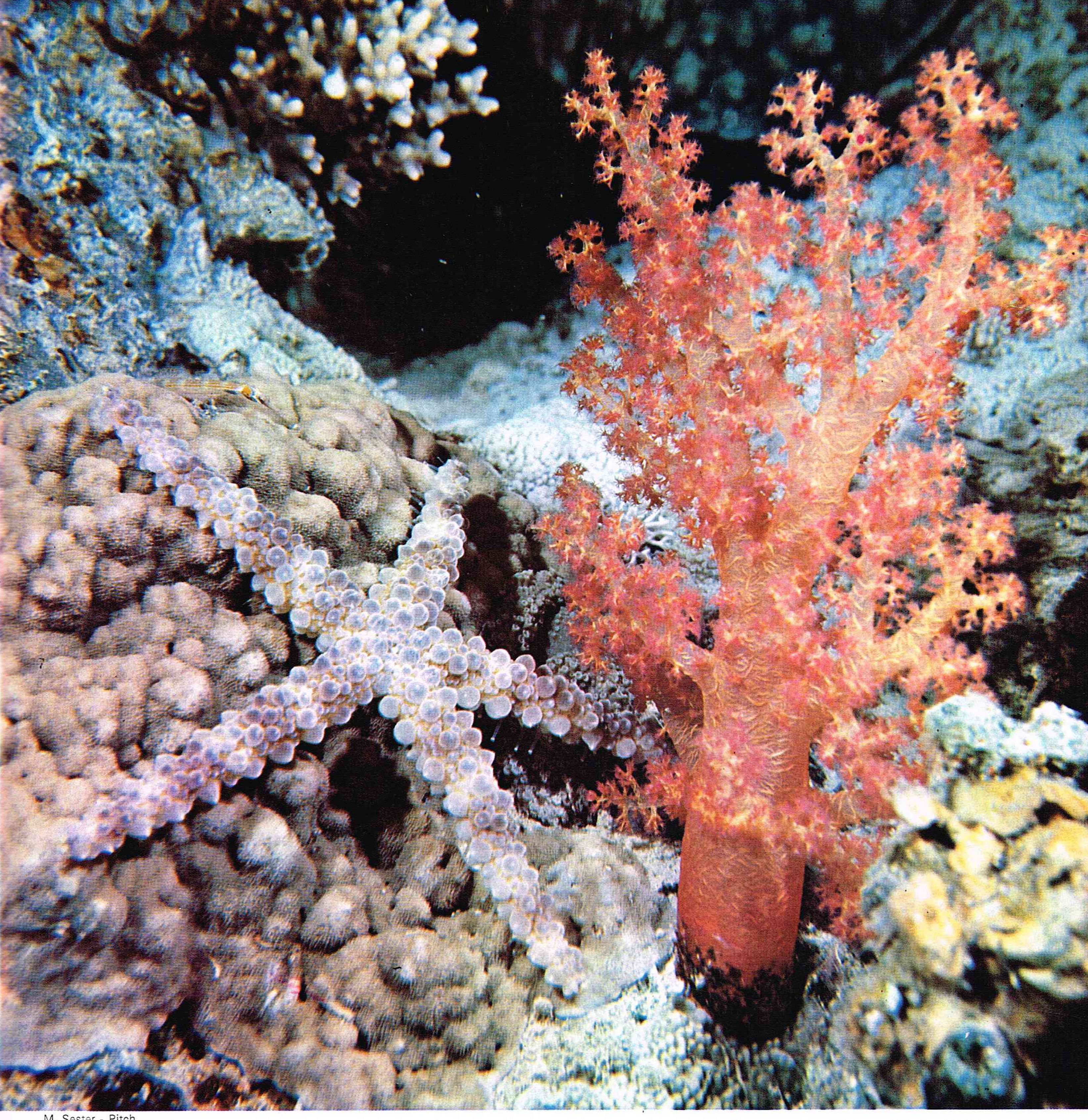
Les **Pseudochladochonidés** ont une ramification sympodiale, des zoïdes de même grandeur et sont répandus dans les océans Indien et Pacifique.

Ordre des Alcyonaires

Cet ordre regroupe des Octocoralliaires plus ou moins charnus à la suite du grand développement de la mésoglée, encroûtants, à colonies fixées, basses, lobées, en champignons, dressées ou arborescentes. Les unes sont molles, les autres plus consistantes suivant la quantité de spicules épars contenus dans la colonie. Leurs lobes, souvent très longs, sont enveloppés par une couche mésogléenne plus ou moins importante, formant un véritable cœnosarc contenant des spicules calcaires (calcite) et diverses cellules. Les zoïdes communiquent entre eux à divers niveaux au moyen de solenia. La masse coloniale s'agrandit par l'accroissement de la mésoglée et l'adjonction de nouveaux polypes à partir de canaux endodermiques internes. Leur coloration parfois très vive varie : jaune, orange, rose, rouge, brun ou violet.

Dans l'océan Atlantique vit en plus ou moins grande abondance et à faible profondeur une espèce à lobes mous, blancs ou roses et gélatineux : *Alcyonium digitatum,* alors qu'une espèce méditerranéenne commune, *Alcyonium palmatum,* atteint 20 cm de long. La masse coloniale, charnue, rose ou rouge, montre une portion basale fixée et une partie supérieure formée de lobes charnus irréguliers sur lesquels on distingue un grand nombre de polypes essentiellement visibles par leur extrémité supérieure. A la moindre alerte, cette partie visible se contracte, les tentacules se replient vers l'intérieur de l'orifice oral tandis que le disque buccal s'invagine dans le pharynx au moyen de muscles rétracteurs spéciaux. Les polypes sont aussi introversés et protégés par la masse coloniale, leur portion fragile étant ainsi en sécurité et la colonie prenant un aspect verruqueux.

Les Alcyonaires, groupés en six familles d'aspect divers, se distinguent par leur construction coloniale et la configuration de leurs spicules. Ils vivent dans les eaux peu profondes, en petite quantité dans l'océan Atlantique et en



M. Sester - Pitch

▲ *Les Alcyonaires forment des colonies fixées qui peuvent être arborescentes et vivement colorées ; ici, sur la droite, un Alcyonaire rose ; on peut noter, à gauche, sur le fond marin, la présence d'une étoile de mer (Échinoderme).*

plus grande abondance dans les eaux chaudes de la mer Rouge, des océans Indien et Pacifique, où ils forment de larges masses molles pouvant atteindre 2 m de diamètre (*Sarcophyton*). Dans les eaux plus profondes, ils produisent des colonies plus réduites, rigides et ramifiées (Nephtéidés).

Ordre des Cœnothécaliés

Les Cœnothécaliés comprennent des Octocoralliaires dépourvus de spicules, à masse squelettique calcaire, importante, massive, fortement lobée, formée de couches de fibres cristallines d'aragonite (carbonate de calcium). Les polypes se logent dans des tubes superficiels alors que les solenia occupent de petites canalisations étroites qui relient entre eux les divers individus. Les cloisons polypaires ne sont pas toujours au nombre de huit. *Heliopora coerulea* ou « corail bleu » est une espèce très répandue dans les massifs madréporiques des océans Indien et Pacifique ; ils se distinguent par leur forme massive, la coloration bleu intense de leur squelette en partie cachée par la teinte brune des polypes en extension.

Ordre des Gorgonaires

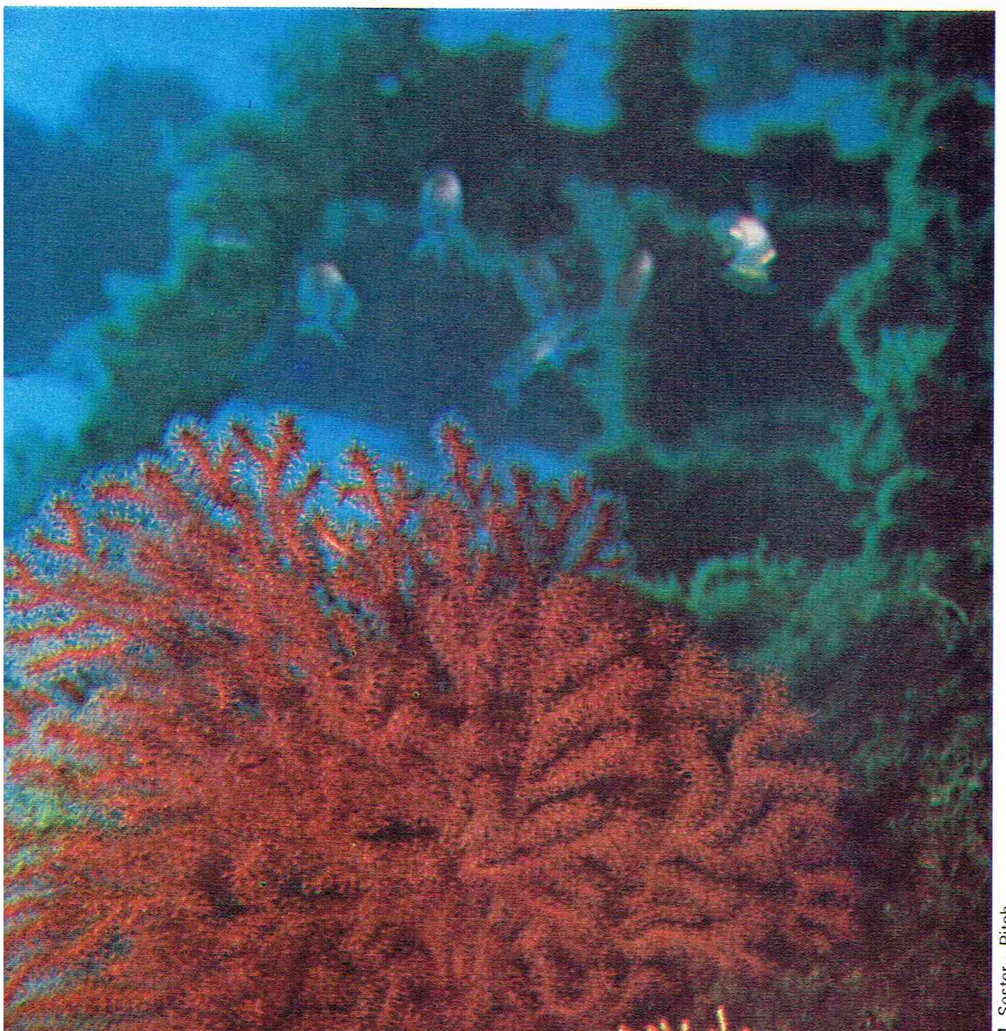
Ce sont des Octocoralliaires à colonies abondantes et variées, fixées, arborescentes, plus ou moins ramifiées, ressemblant à des plantes, généralement élégantes, à colorations diverses (rose, pourpre, jaune, orange, brun, violet) et de taille variable (de 10 cm à 2,70 m). Les colonies sont soutenues par un axe central corné (gorgonine), calcaire ou cornéo-calcaire, entouré d'une mince

▶ ***Détail de*** **Paramuricea chamaeleon,** ***une Gorgone de la mer Méditerranée.***



G. Mazza

▼ ***Les Gorgonaires (ici*** **Paramuricea clavata)** ***forment de belles colonies dressées et ramifiées aux couleurs éclatantes.***



M. Sester - Pitch

couche de cœnosarc ou cortex, où se logent de courts polypes, des spicules calcaires et des canaux endodermiques assurant des relations interpolypaires. Les Gorgonaires comprennent deux sous-ordres : celui des Scléraxoniés et celui des Holaxoniés.

Sous-ordre des Scléraxoniés

L'axe médullaire est parcouru par des canaux et des solenia chez les Scléraxoniés, qui comptent sept familles parmi lesquelles figurent les espèces méditerranéennes communes : *Paramuricea chamaeleon* et *Corallium rubrum*. La première forme de grandes colonies abondantes, ramifiées en éventail, de teinte orange ou pourpre, vivant entre 30 et 35 m de profondeur sur les fonds rocheux très inclinés. La seconde espèce, dont l'axe calcaire privé de substance organique fournit le corail rouge des bijoutiers, de couleur rose ou rouge, présente une colonie irrégulièrement ramifiée, dont l'axe rigide, dépourvu de gorgonine, est essentiellement formé de spicules calcaires fortement engrenés par une substance interstitielle calcaire. Les polypes, d'un blanc pur, sont développés dans le cortex et sont dimorphes : les autozoïdes jouent un rôle dans la nutrition et la reproduction, alors que les siphonozoïdes, réduits à l'état de minuscules pores contractiles, permettent la circulation de l'eau dans les canaux endodermiques corticaux.

Ces colonies, hermaphrodites, vivent dans les eaux limpides et fraîches, fréquemment renouvelées, sous une faible luminosité, dans les grottes ou sous les surplombs de 30 à 40 m de profondeur. La pêche a été pratiquée pendant des siècles le long des côtes de Corse, de Sardaigne, de Sicile, du sud de la France, d'Afrique du Nord et même dans l'océan Atlantique, aux îles du cap Vert. Autrefois, la valeur du corail, due aux difficultés de sa récolte, permettait son échange, chez les Indiens et les Chinois, contre des émeraudes, des rubis et des perles. Sa rareté et sa couleur rouge vif faisaient qu'on lui attribuait alors des vertus thérapeutiques; il était utilisé sous forme de poudre ou en collier par les malades affaiblis. Actuellement, les gisements étant épuisés, ce corail ne peut être ramassé que par des plongeurs. Cette précieuse Gorgone existe encore en très petite quantité en Méditerranée et une limitation de la récolte serait nécessaire pour assurer la survie de cette espèce et en éviter la destruction totale.

Sous-ordre des Holaxoniés

Les Holaxoniés (ou vraies Gorgones), sont beaucoup plus nombreux que les Scléraxoniés. Leur axe, très dur, est continu et corné ou alternativement composé de portions calcaires et cornées. Ils comprennent onze familles et un très grand nombre de genres et d'espèces répandus dans le monde entier. Leurs formes sont très variées : tantôt simples, en forme de fouet, tantôt arborescentes ou buissonnantes, à branches minces, dichotomiques, ramifiées ou non dans un plan, en éventail, parfois réticulées *(Gorgonia flabellum)*, foliacées ou spiralées. Les Gorgones abondent dans tous les océans à des profondeurs variables, dans des eaux agitées, et sont plus particulièrement nombreuses dans les eaux tropicales indo-pacifiques et luxuriantes dans les Caraïbes. Elles constituent généralement un bon support pour diverses larves (Éponges, Hydroïdes, Bryozoaires, Brachiopodes) ou des adultes (Crustacés, Vers, Ophiures).

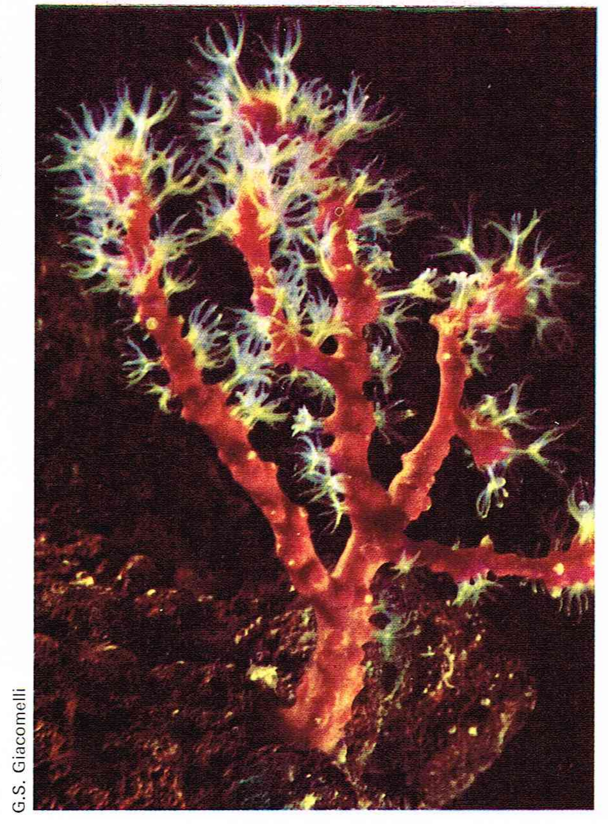
Ordre des Pennatulaires

Les Pennatulaires sont des Octocoralliaires très particuliers dont les colonies non ramifiées et non fixées, mais seulement enfoncées dans les fonds meubles, sableux ou vaseux, sont capables d'opérer certains déplacements. Les Pennatules ou « plumes de mer » se fixent par l'extrémité bulbeuse et contractile de leur pédoncule; leur taille varie de quelques centimètres à 1 m et même plus; leurs couleurs, jaune, orange, rouge, pourpre, brun ou violet, sont dues à la pigmentation des spicules.

Primitivement la colonie naît d'un polype initial qui s'allonge rapidement : la portion inférieure forme le pédoncule, stérile, et la partie supérieure le rachis, où se rassemblent les zoïdes secondaires nés par gemmation. En général se développe un axe mince cornéo-calcaire, plus ou moins complet, accompagné de muscles permettant à la colonie de garder une position dressée. La cavité gastrique du polype initial se divise en quatre canaux longitudinaux, deux primaires et deux secondaires, au moyen de parois membraneuses entourant l'axe central. Après la dégénérescence de la bouche et des tentacules du polype initial, le rachis possède un grand nombre de polypes dimorphes : des autozoïdes de grande taille, fertiles, et de petits siphonozoïdes.

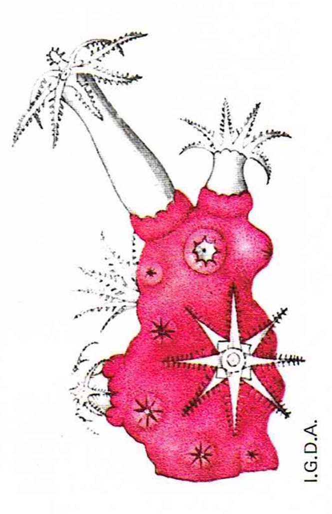
La classification des Pennatules dépend de l'arrangement des polypes secondaires, de la distribution et de la forme des spicules calcaires. On distingue ainsi quatorze familles d'aspect très différent.

Les **Vérétillidés,** les plus primitifs, ressemblent à une massue dépourvue de symétrie bilatérale et dont la partie charnue recèle des polypes entièrement rétractiles et sans calice. *Veretillum* est commun dans les zones côtières de la Méditerranée et de l'océan Atlantique. Les rénilles ou « reins de mer » peuvent cohabiter par centaines ou par milliers sur les fonds vaseux des côtes des régions chaudes d'Amérique; elles ont un fin pédoncule court dépourvu d'axe et un rachis ovale ou réniforme, aplati, rose ou violet. Elles se nourrissent de larves capturées dans un voile muqueux que sécrète leur rachis. Les rénilles sont fréquemment la proie des Nudibranches. Les umbellules, à rachis mince et très long, portant un bouquet distal de polypes de grandes dimensions, sont caractéristiques des eaux profondes abyssales (5 860 m). Enfin, les Pennatules les plus évoluées ont une symétrie bilatérale et une forme pennée due à la distribution régulière des polypes sur des expansions foliacées. *Pennatula phosphorea* et *Pteroeides griseum* sont communs en Méditerranée; le premier est rouge et le second gris. Ces deux espèces, comme la plupart des autres Pennatules, émettent des ondes lumineuses qui apparaissent encore plus vivement après des excitations répétées; cette particularité est due à l'existence de granules luminescents concentrés dans les sécrétions muqueuses; on trouve différentes teintes : jaune, vert, bleu ou violet.



G.S. Giacomelli

◀ *Le corail rouge provient d'un Gorgonaire,* **Corallium rubrum** *; il est constitué par l'axe calcaire de la colonie, débarrassé de la substance organique.*

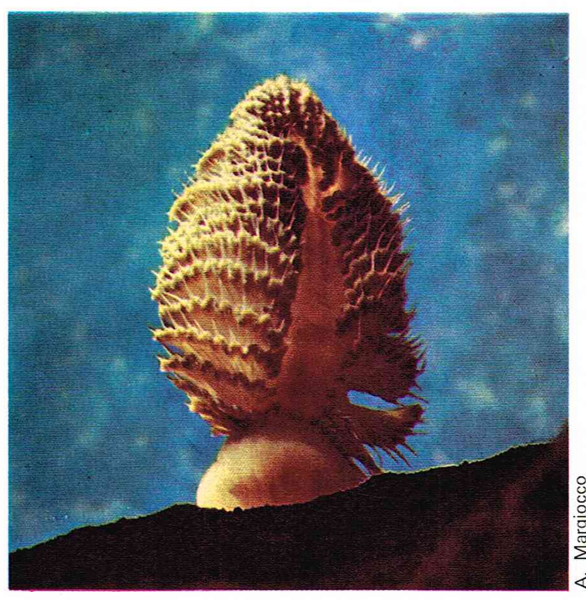


I.G.D.A.

▲ *Représentation schématique d'un fragment de colonie de corail rouge.*



A. Margiocco



A. Margiocco

◀ *A gauche,* **Gorgonia flabellum** *qui présente un aspect foliacé; à droite, une colonie de Pennatulaires :* **Pteroeides spinosum.**



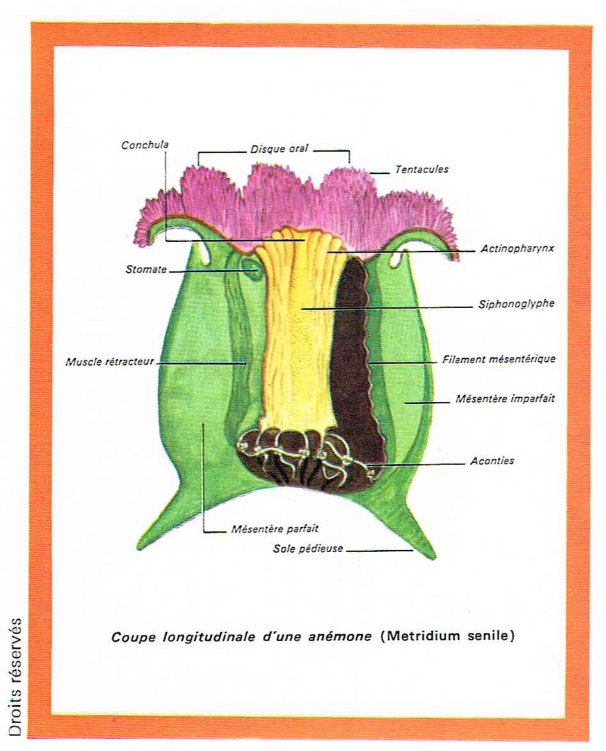
Stevenino - Rapho

▶ *Les Pennatules ou plumes de mer* (Pennatula sp.) *forment des colonies capables de se déplacer grâce aux mouvements de leur pédoncule contractile.*

Sous-classe des Hexacoralliaires

Ce groupe, quelque peu hétérogène, réunit des Anthozoaires marins, solitaires ou coloniaux, dont les polypes présentent une symétrie radiobilatérale. Leurs tentacules sont simples, au nombre de six ou d'un multiple de six, à quelques exceptions près, et toujours dépourvus de pinnules. Le nombre des loges mésentériques est aussi de six ou d'un multiple de six. Les structures polypaires, variées, sont nettement différentes de celles des Octocoralliaires. De nombreuses espèces solitaires sont totalement dépourvues de squelette (Actiniaires, Zoanthaires, Cérianthaires) alors que des formes coloniales en ont un corné (Antipathaires) ou formant une masse calcaire très volumineuse (Scléractiniaires) constituant de véritables récifs.

Cette sous-classe comprend cinq ordres : les Actiniaires, les Scléractiniaires, les Zoanthaires, les Cérianthaires et les Antipathaires.



Coupe longitudinale d'une anémone (Metridium senile)

Droits réservés

▶ *Coupe longitudinale d'une anémone de mer.*

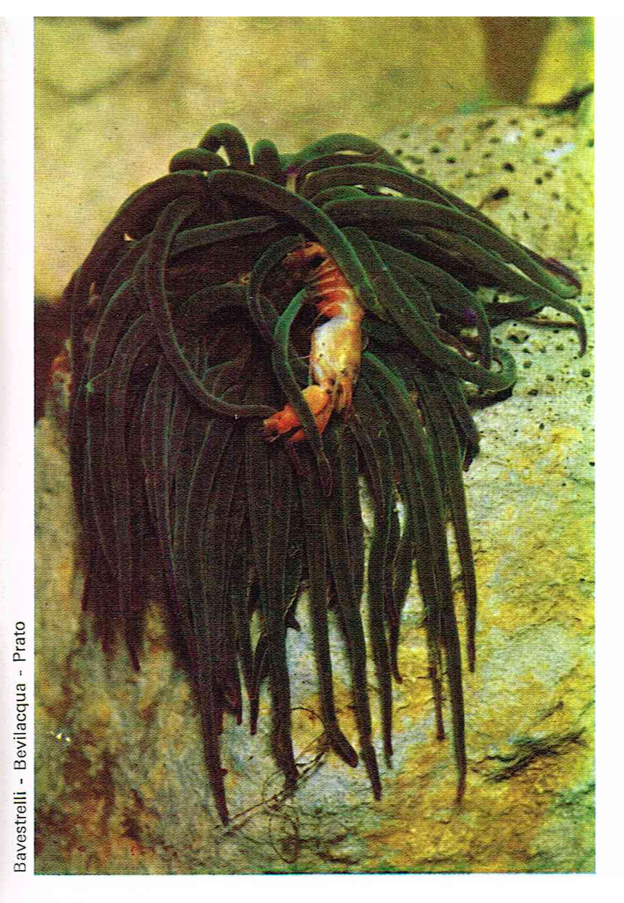
Ordre des Actiniaires

Les Actiniaires *(Actiniaria)* sont souvent appelés « anémones de mer ». Ces Animaux ressemblent en effet à des fleurs vivement colorées.

Le polype, généralement de grande taille, solitaire, est dépourvu de squelette ou de spicules, mais il est renforcé intérieurement par des cloisons molles, ou mésentères. Il se compose d'une colonne cylindrique limitée à son extrémité supérieure par un disque oral, ouvert en son centre par une bouche, ou actinostome, et à son extrémité inférieure par une base discoïde plus ou moins élargie et qui peut être arrondie lorsque le polype est enfoncé dans le sédiment (elle porte alors le nom de physe). La plus grande partie du cylindre est nue ou recouverte de nodosités plus ou moins alignées ayant parfois la forme de petites ventouses qui permettent l'adhésion de débris divers, favorisant ainsi le mimétisme de l'Animal par rapport à son substrat. La jonction colonne-disque oral est la plupart du temps soulignée par un bourrelet, ou marge, souvent accompagné d'un anneau de protubérances ovoïdes ou réniformes appelées acrorrhages. Les tentacules, insérés en deux ou plusieurs séries circulaires, sont généralement simples, mais ils peuvent avoir, surtout chez les espèces tropicales, des formes variées : pennées, en demi-haltère, en forme de main, etc.

Le disque oral s'invagine à l'intérieur de la colonne et forme l'actinopharynx s'ouvrant dans la cavité gastrale. L'actinopharynx possède un, deux ou plusieurs siphonoglyphes ciliés qui débouchent à la surface du disque par une sorte de gouttière, ou *conchula,* quelquefois ornée de protubérances et d'excroissances variées.

A l'intérieur de la colonne se développent des mésentères groupés par paires et situés symétriquement par rapport à un axe passant par le siphonoglyphe. L'espace compris entre deux mésentères du même couple est appelé endocœle; celui qui est compris entre deux couples successifs est l'exocœle. Les mésentères joignant l'actinopharynx à la colonne sont appelés mésentères parfaits (ou de premier ordre); les autres, plus petits, à bordure entièrement libre, sont nommés imparfaits. Ces mésentères portent une musculature longitudinale importante, constituée par un muscle rétracteur placé dans la partie médiane et un muscle pariétobasilaire près de l'insertion sur la colonne. Les couples de mésentères rattachés aux siphonoglyphes (mésentères directeurs) ont leur musculature située sur la face externe des endocœles qu'ils délimitent. Les autres paires, en revanche, ont leur musculature sur leur face interne, en vis-à-vis. Les six premiers couples de mésentères qui se forment sont parfaits et délimitent six endocœles et six exocœles principaux ; les couples de deuxième ordre appa-


Bavestrelli - Bevilacqua - Prato


A. Margiocco

▲ ***Une anémone de mer* (Anemonia sulcata) *capturant un Crustacé (à gauche). Les Actinies peuvent se reproduire par multiplication asexuée ; c'est le cas d'*Actinia equina *(à droite).***

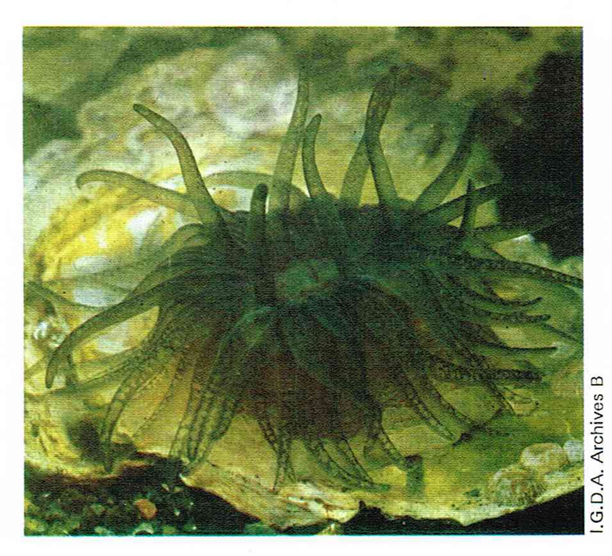
raissent au milieu des exocœles et ainsi de suite. A chaque endocœle ou exocœle correspond au moins un tentacule ; il existe donc une correspondance étroite entre les cycles tentaculaires et les cycles mésentériques des Actinies. Dans certains cas *(Edwardsia, Halcampa, Phellia)*, les mésentères parfaits et imparfaits ont une structure et une taille très différentes. Les premiers (macrocnèmes) ont un muscle rétracteur circonscrit et volumineux alors que les autres (microcnèmes) sont dépourvus de toute musculature. Les muscles mésentériques sont les plus volumineux du polype, mais ils ne sont pas les seuls. Au niveau du disque oral, un sphincter permet la rétraction de la couronne et la fermeture de la colonne. Les tentacules se meuvent et s'introversent grâce au double jeu d'une musculature ectodermique longitudinale et d'une musculature endodermique circulaire. La sole pédieuse est renforcée chez certaines espèces *(Actinia, Anemonia, Metridium)* par des muscles basilaires permettant une meilleure adhésion au substrat et surtout une certaine reptation. Il existe bien sûr des variations considérables dans le schéma musculaire indiqué ici, tant pour la position des muscles que pour leur importance respective.

Toutes ces données anatomiques servent de critère pour la systématique des Actinies. Il faut cependant en ajouter une très importante, celle qui concerne la répartition et la morphologie des capsules dévaginables, ou cnidocystes, dans les différents tissus (cnidome). Comme chez les Cérianthaires, les Zoanthaires et les Scléractiniaires, ces capsules sont de deux types différents tant par leur structure que par leur fonction : les spirocystes, abondants au niveau des tentacules, participent à la capture des proies grâce à leurs propriétés adhésives ; les nématocystes, répartis dans tout le corps, sont spécialisés dans l'injection d'un venin puissant. Cela est fondamental pour la nutrition d'un Animal fixé, peu ou pas mobile.

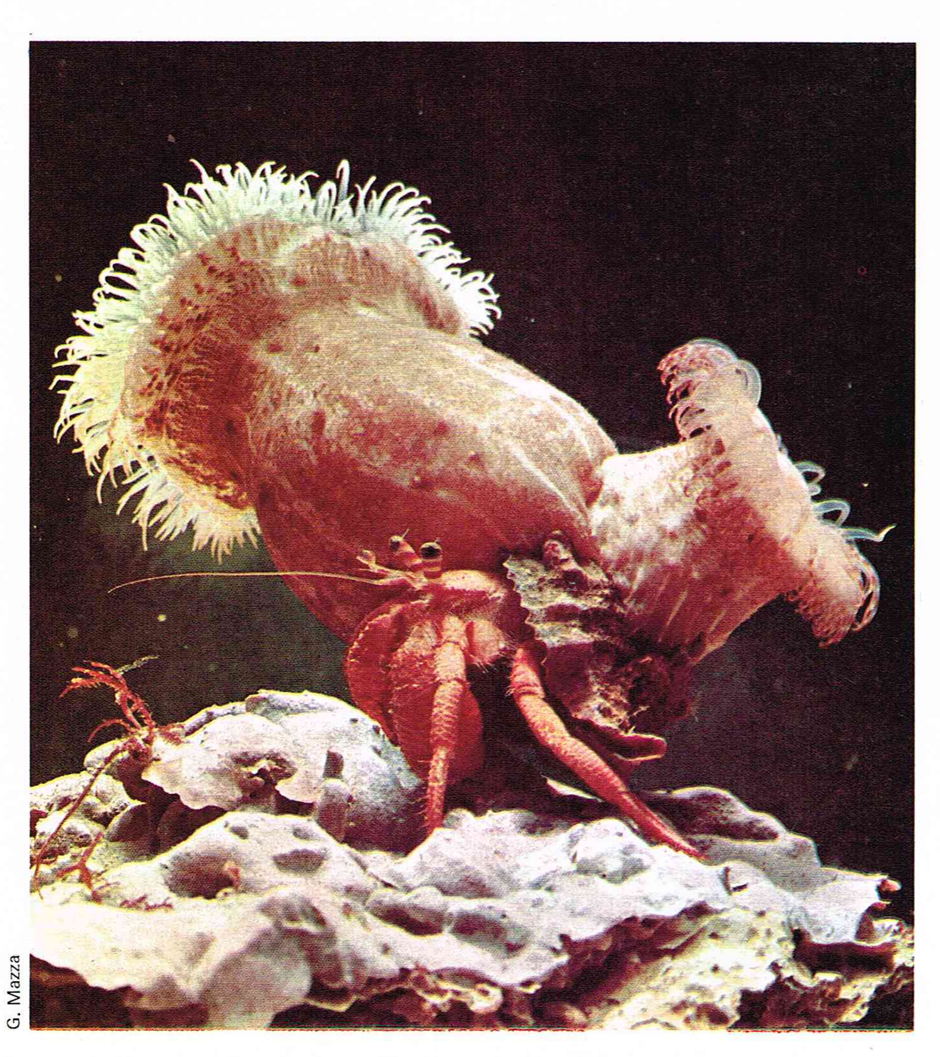
La zone digestive, au sein de la cavité gastrale, est située sur le bord libre des mésentères (filaments mésentériques). Celui-ci est un bourrelet trilobé qui a en coupe la forme d'un trèfle. Le lobe central est composé de cellules glandulaires, à sécrétions digestives, et de nématocystes spéciaux. Les deux lobes latéraux sont ciliés et jouent un rôle dans la circulation de l'eau et du contenu de la cavité gastrique. Chez beaucoup d'Actinies, des filaments longs et fins, ou aconties, sont insérés à la partie inférieure des mésentères, à la suite du filament mésentérique. Les aconties, très riches en nématocystes, sont normalement enroulées au fond de la cavité gastrale, mais en cas d'alarme elles se déroulent et sont éjectées par l'actinostome ou par les pores de la colonne appelés cinclides.

Les Actinies se reproduisent par voie sexuée ; certaines sont hermaphrodites, d'autres ont les sexes séparés. Les gonades sont placées à la partie inférieure des mésentères, entre le bourrelet du muscle rétracteur et le filament mésentérique. Elles ne sont pas présentes sur tous les mésentères, mais la plupart du temps sont situées sur ceux de taille moyenne (mésentères de deuxième ou troisième ordre). Chez les espèces hermaphrodites, les gonades femelles et les gonades mâles sont portées alternativement par des mésentères différents. Les cellules germinales, d'origine endodermique, migrent dans la mésoglée du mésentère et se divisent pour former une masse génitale ovoïde. Au moment de la maturité sexuelle, les gamètes mâles, développés en follicules comprimés les uns sur les autres, sont mis en relation avec la cavité gastrique de l'Actinie, par déchirement de l'endoderme. Les ovules se disposent en chapelets dans la mésoglée puis sont généralement émis par l'actinostome et fécondés hors du corps maternel. Le développement embryonnaire a lieu en pleine eau. Les actinulas ciliées sont ovoïdes et portent souvent une touffe de flagelles caractéristique à leur pôle aboral. Elles sont déjà pourvues d'un actinostome, d'une ébauche de pharynx et de quelques mésentères, mais les bourgeons tentaculaires et la sole pédieuse n'apparaîtront qu'au moment de la fixation sur le substrat.

Toutefois, chez quelques espèces, la fécondation a lieu dans la cavité gastrique et certaines Actinies *(Actinia equina, Cereus pedunculatus)* incubent les jeunes jusqu'à un stade très avancé du développement (bien après l'apparition des premiers tentacules). Dans d'autres cas, comme


I.G.D.A. Archives B

◀ **Bunodactis rubripunctata.**



G. Mazza

▲ ***Exemple de symbiose entre deux anémones* (Calliactis parasitica) *et un bernard-l'hermite* (Pagurus arrosor).**

chez les Actinies arctiques ou antarctiques *(Epiactis prolifera)*, les embryons se développent dans de véritables poches incubatrices, situées sur la surface externe de la colonne. Ces phénomènes incubatoires, dont les modalités et la nature exacte sont encore mal connues, permettent à ces espèces la colonisation de biotopes difficiles, tels que la zone de balancement des marées (*Actinia equina* par exemple), et provoquent une concentration importante d'individus en certains points géographiques, puisque les larves incubées *(Cereus pedunculatus)* se fixent, la plupart du temps, à proximité de leur protecteur. Enfin, et nous ne citerons cet exemple qu'à titre anecdotique, certaines larves utilisent de curieux moyens pour se développer. C'est le cas de *Peachia hastata*, qui, durant une grande partie de sa vie embryonnaire, se place dans les canaux radiaires d'une méduse; là, il trouve protection et nourriture et peut effectuer ainsi des déplacements importants.

De nombreuses Actinies utilisent également le mode de reproduction asexué pour se multiplier. Ce type de reproduction, relativement fréquent chez les Cnidaires, est lié à une grande capacité régénératrice de leurs tissus. Le mode le plus fréquent est la fission longitudinale *(Sagartia, Anemonia)*; dans ce cas, la sole pédieuse s'allonge, s'amincit en un point et se fissure. La séparation des deux nouveaux individus s'opère par la prolongation de ce phénomène jusqu'au disque oral. La lacération pédieuse n'est pas rare non plus *(Metridium, Sagartia, Phellia)*. Elle a lieu à la périphérie de la sole pédieuse, où apparaissent à l'extrémité des pédoncules des lobes plus ou moins sphériques qui se détachent et forment une petite Actinie, véritable copie conforme de l'adulte. Chez les espèces les plus primitives peut exister une forme de strobilisation; *Gonactinia prolifera* a la faculté de créer une couronne de tentacules au milieu de sa colonne. La scission s'opère transversalement, au-dessus de cette zone, et engendre deux individus qui régénèrent leur partie manquante. La régénération peut s'effectuer à partir de fragments du disque oral chez *Boloceroides*. Les tentacules se détachent aisément par groupes de deux ou trois; leur zone cicatricielle se ferme grâce à la présence d'un sphincter en anneau, situé à la base de chaque tentacule, et en quelques jours s'opère la régénération complète de jeunes individus.

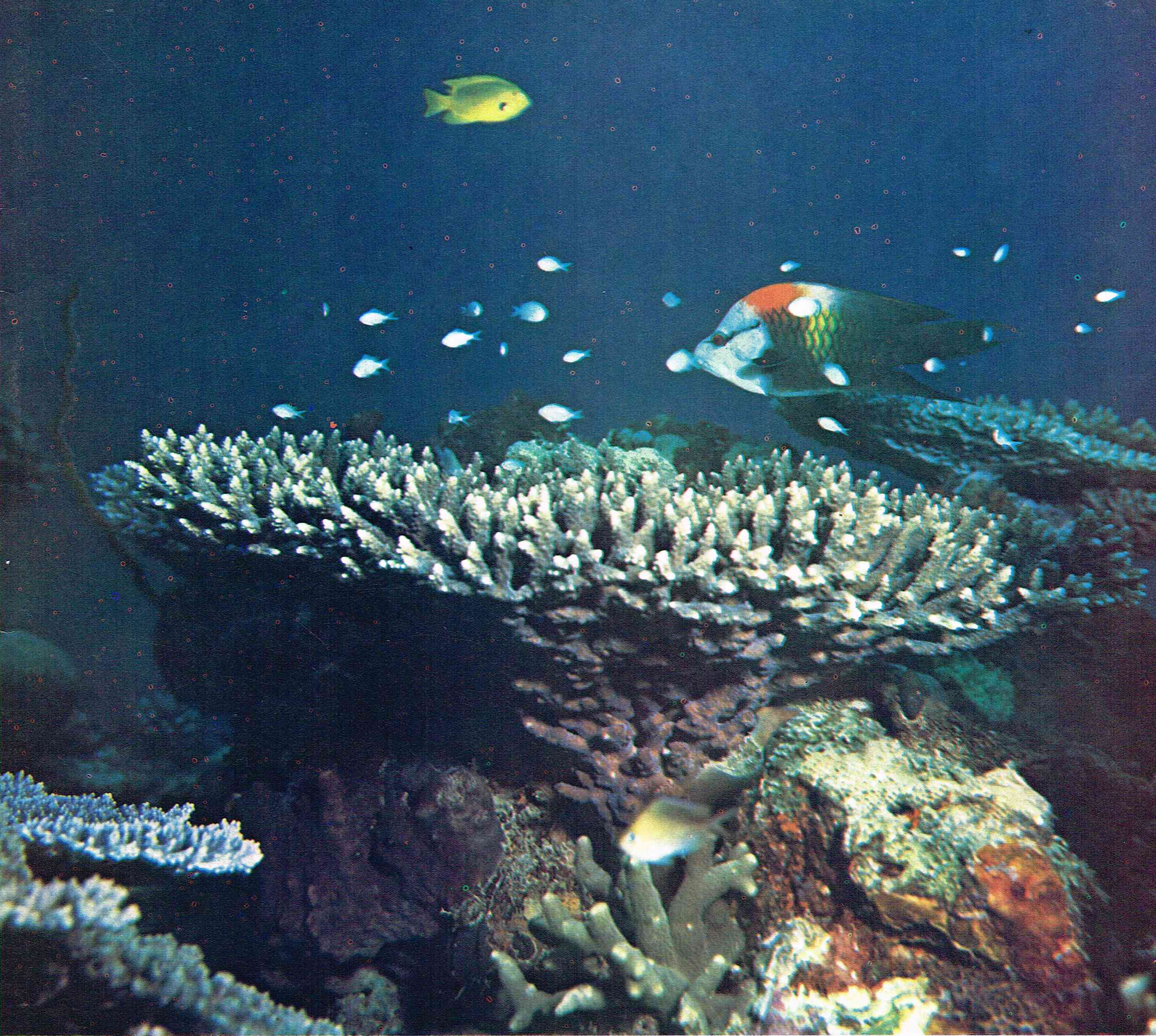
Les Actinies se nourrissent un peu au hasard de proies qui passent près d'elles. *Tealia crassicornis* peut ingérer des Animaux très volumineux (crabes, Poissons, etc). La capture se fait toujours de la même manière : lorsqu'une proie passe au voisinage de l'actinostome, les tentacules s'inclinent, l'enserrent, la paralysent grâce à leurs spirocystes et leurs nématocystes, et la poussent vers l'actinostome qui s'ouvre en laissant passage à une partie de l'actinopharynx venant s'accoler à elle. La digestion commence dans la cavité gastrale par sécrétion d'enzymes puissantes, et l'absorption s'opère par phagocytose. Les déchets, noyés dans un voile de mucus, sont rejetés peu de temps après.

L'étude du comportement des Actinies est très difficile en raison de la complexité de leurs réactions à des stimuli (lumière, courant électrique, chaleur, etc.). On a pu cependant mettre en évidence certains mécanismes réguliers dans les réponses chez certaines Actinies grégaires communes sur nos côtes *(Actinia equina)* ou sur les côtes américaines *(Anthopleura elegantissima)*. Lorsque ces espèces sont en contact avec des individus qu'elles ne reconnaissent pas comme des leurs, leurs acrorrhages se gonflent d'eau et prennent une taille démesurée. Par un mouvement de la colonne, ils sont appliqués sur l'agresseur, se déchirent et laissent sur ses tissus des plaques de nématocystes nécrosants. Ce type de défense est non seulement original, mais il est efficace puisque l'action du venin se fait encore sentir bien après le moment de la réponse à l'agression.

La reconnaissance interspécifique est aussi remarquable dans le cas de la symbiose entre le pagure (Crustacé décapode) et l'Actinie. Associés l'un à l'autre, ces Animaux vivent à bénéfice réciproque, l'un assurant à l'autre le déplacement rapide et la nourriture, l'autre recevant la protection. Les exemples les plus connus de cette association sont ceux de *Calliactis parasitica* avec *Eupagurus bernhardus* et d'*Adamsia palliata* avec *Pagurus prideauxi*. Dans ce dernier cas, l'Actinie place son orifice buccal près de la bouche du pagure, en position ventrale, et augmente l'habitat de ce dernier par un développement considérable de sa sole pédieuse. Citons enfin un dernier cas de symbiose, cette fois-ci entre une Actinie gigantesque et un petit Poisson des mers tropicales : l'amphiprion cherche protection dans les tentacules de l'anémone *Stoicactis kenti*, où il se cache à la moindre alerte, sans subir les effets des nématocystes pourtant très venimeux.

Les Actinies, dont le nombre d'espèces connues est évalué entre six cents et sept cents, forment un petit groupe, comparativement à d'autres, comme celui des Mollusques. Elles sont cependant intéressantes d'un point de vue écologique, car elles sont abondantes dans la plupart des faciès marins. Il leur arrive de dominer les autres groupes zoologiques quant à la biomasse : cela est fréquent dans les eaux froides (régions polaires ou subpolaires). Sur nos côtes, les faciès rocheux sont souvent colonisés par *Actinia equina*, de taille moyenne, rouge ou brune, dont la couronne bleue d'acrorrhages est caractéristique; très commune dans la zone de balancement des marées, elle conserve son hygrométrie par une rétention d'eau lorsqu'elle est émergée. Une autre espèce caractéristique de cette zone est l'*Anemonia sulcata*, dont la couleur verte est due à la présence dans ses tissus d'Algues symbiotes, participant à son bilan nutritif. Communes également, mais dans les fentes des rochers et dans les cuvettes profondes, la belle Actinie rose et bleu *Bunodactis verrucosa* et la grande *Tealia felina* sont remarquables par leur magnificence. Moins fréquente sous nos latitudes, l'élégante Actinie *Metridium senile* se reproduit régulièrement par voie asexuée, en lacérant sa sole pédieuse; sa grande taille et la beauté de son panache de tentacules en font un matériel de choix pour les aquariophiles.

Dans les faciès meubles, là où se développent les herbiers à zostères, on rencontre en abondance *Cereus pedunculatus*. Cette Actinie, généralement ancrée sur de petits cailloux enfouis à faible profondeur dans le sédiment, ne laisse émerger du sable que sa couronne tentaculaire.



Annunziata- Jacana

▲ *Nombre de Scléractiniaires, ou Madréporaires, construisent des récifs coralliens. Certains Madréporaires, comme cet* Acropora, *contiennent des Algues symbiotiques et sont donc limités aux eaux peu profondes et généralement chaudes; d'autres sont dépourvus d'Algues et vivent dans des conditions écologiques moins strictes.*

Annunziata - Jacana

Ordre des Scléractiniaires ou Madréporaires

Les Scléractiniaires, dénommés communément coraux, se différencient des Actiniaires par la présence d'un squelette calcaire appelé polypier. La nature animale de ces organismes, longtemps assimilés à des plantes, ne fut reconnue qu'en 1726 par Peyssonel. Un Madréporaire comprend deux parties : le polype et le squelette.

L'anatomie du polype rappelle celle des Actinies. Comme chez ces dernières, la cavité gastrovasculaire se prolonge vers le haut par un stomodeum et communique avec l'extérieur par un seul orifice, la bouche (ou orifice oral), munie de deux siphonoglyphes et entourée de tentacules généralement courts et disposés en couronnes régulières. La cavité gastrovasculaire est divisée par des mésentéries disposées par paires et dont le bord interne se renfle pour constituer les filaments mésentériaux. L'ectoderme renferme de nombreux cnidoblastes ou nématoblastes. Les polypes des Madréporaires sont en général beaucoup plus petits que ceux des Actinies : leur diamètre moyen est de quelques millimètres; il peut s'abaisser au-dessous de 1 mm ou atteindre exceptionnellement 20 cm ou plus chez *Fungia*. Les Madréporaires sont simples ou coloniaux. Chez ces derniers, de loin les plus nombreux, les polypes sont reliés entre eux par le cœnosarque parsemé de canaux permettant aux cavités gastrovasculaires de tous les individus d'une colonie de communiquer entre elles. Les tissus vivants des Madrépores offrent des couleurs souvent très vives grâce à la présence d'Algues symbiotiques unicellulaires, les zooxanthelles, et de pigments diffus disposés en grains de 1 à 2 μ de diamètre, responsables de la fluorescence des coraux. Si on soumet ces organismes aux rayons ultraviolets, ils restituent à l'obscurité l'énergie accumulée, en émettant une lumière de couleur variable; cette disposition a été mise à profit à l'Aquarium de Nouméa.

Le squelette est sécrété par l'ectoderme du polype (il s'appelle alors *polypiérite*) ou par le cœnosarque (il se nomme dans ce cas cœnenchyme ou cœnosteum). Entièrement extérieur à l'Animal, qu'il recouvre à la manière d'un gant sur la main, il peut atteindre une très grande complexité. La loge calcaire dans laquelle vit le polype, et qui porte le nom de calice, est constituée par une muraille compacte ou poreuse d'où partent des lames calcaires verticales rayonnantes, les septes *(éléments radiaires* ou *scléroseptes)* alternant avec les mésentéries. Au centre du calice se dresse une petite colonne calcaire, la columelle, souvent irrégulière et en relation avec les septes. Les cloisons calcaires sont réunies par les planchers, lamelles



▲ ***La zone claire bordant cette petite île de la mer des Philippines est constituée par un récif corallien.***

horizontales ou arquées sur lesquelles le polype s'appuie successivement au cours de l'édification progressive du squelette. Ce dernier contient de 98 à 99,7 % de carbonate de calcium auquel s'ajoute une très faible proportion de carbonate de magnésium et de phosphate de calcium. Il est constitué de très petits cristaux d'aragonite appelés fibres, ayant de 0,3 à 1 μ de diamètre et visibles seulement en microscopie électronique. Les fibres rayonnent autour d'un centre pour former de petites sphérules dont la disposition est souvent caractéristique d'un genre ou d'une famille.

La symétrie bilatérale primitive ainsi que la symétrie hexaradiaire, presque toujours visibles chez les jeunes individus, persistent très souvent chez l'adulte, où les tentacules, les couples de mésentéries et les septes sont au nombre de six ou d'un multiple de six. Dans certains groupes, en revanche, cette régularité s'altère profondément.

Autrefois on classait les Madréporaires en *Aporosa* et *Porosa* d'après la texture compacte ou poreuse du squelette. D'autres critères actuellement utilisés en systématique font appel aux éléments calcaires réunissant les septes et à l'ornementation de ces derniers. Il n'est pas possible d'indiquer les différents groupes reconnus chez les Madréporaires, et nous nous bornerons à signaler les principaux types morphologiques, classification pratique sans aucune valeur systématique. On distinguera donc les formes simples *(Caryophyllia, Fungia)* et les formes coloniales. Parmi ces dernières, certaines sont massives, d'autres ramifiées, quelques-unes lamellaires ou encroûtantes. Les calices sont soudés les uns aux autres *(Favites)* ou séparés par une assise de cœnosteum *(Montastraea)*. Lorsque les polypes et les calices perdent leur individualité, ils se fusionnent pour constituer des colonies méandriformes *(Meandrina, Platygyra)*; une évolution plus poussée conduit à la réunion de tous les polypes d'une colonie *(Hydnophora)*.

Les coraux sont carnivores, mais ne se nourrissent que des minuscules organismes du plancton, qu'ils capturent et immobilisent grâce aux nombreux cnidoblastes de leurs tentacules. En outre, ceux qui vivent dans les eaux tropicales renferment dans leurs tissus des zooxanthelles, qui sont aussi présentes dans l'œuf et dans la larve. Plusieurs études ont permis d'élucider la nature de l'association établie entre le Madrépore et les Algues : elle constitue une véritable symbiose. En effet, le corail offre aux zooxanthelles une protection, un apport de gaz carbonique rejeté par les tissus de l'Animal et une source de phosphates et d'acides aminés. En échange, les Algues, grâce à l'assimilation chlorophyllienne, élaborent des substances comme les glucides utilisées ensuite par le Madrépore.

Von Heider a montré le premier, en 1881, que le squelette était une production de certaines cellules spécialisées de l'ectoderme, les calicoblastes. Récemment, grâce au microscope électronique et en utilisant comme traceur le $Cl_2 \ Ca^{45}$ radioactif introduit dans l'eau de mer de bacs d'élevage, les physiologistes ont pu préciser les différentes phases de la construction du squelette. Les calicoblastes interviennent seulement en sécrétant une substance organique, un amino-polysaccharide, qui forme sur la paroi externe des cellules ectodermiques une mince couche de 1 à 1,5 μ d'épaisseur; cette substance absorbe les ions Ca^{++} et CO_3^{--} de l'eau de mer et sert de moule aux fibres d'aragonite qui s'allongent perpendiculairement à la surface de l'ectoderme. L'élaboration des cristaux calcaires s'effectue grâce à une enzyme, l'anhydrase carbonique, fabriquée par le polype. Les zooxanthelles jouent un rôle important dans la construction du squelette en fournissant un apport énergétique non négligeable pour la sécrétion de l'amino-polysaccharide. Si on élève des coraux à l'obscurité, dans un aquarium, les zooxanthelles, incapables d'exercer leur fonction chlorophyllienne, meurent; dès lors, le squelette des coraux s'édifie beaucoup plus lentement et reste fragile. Il en résulte que la fabrication du carbonate de calcium par le Madrépore est plus faible la nuit que le jour, et dans certaines régions du squelette apparaît une succession de très fins bourrelets parallèles correspondant à la croissance diurne. L'application, par ailleurs difficile, de ces observations à des formes anciennes des temps paléozoïques a permis d'en conclure qu'à l'ère primaire, l'année comptait quatre cents jours. La croissance des coraux varie avec

l'âge, les conditions du milieu (température, profondeur) et la forme de la colonie (*Acropora*, ramifié, croît en moyenne de 30 mm par an en hauteur, tandis que *Porites*, massif, ne pousse que de 17 mm environ). Certaines colonies de *Porites* peuvent atteindre plusieurs mètres de hauteur.

Chez les Madréporaires, la reproduction est sexuée ou asexuée. La plupart sont hermaphrodites, et les cellules sexuelles, contenues dans des capsules primitives situées dans les mésentéries, sont libérées à maturité dans la cavité gastrovasculaire où se produit la fécondation. Chez plusieurs espèces, la reproduction a lieu sans périodicité, chez d'autres, l'influence de la lune semble prépondérante : ainsi, chez *Pocillopora damicornis*, la fécondation s'effectue lors de la nouvelle lune, tandis que celle de *Stylophora pistillata* ne se produit qu'entre la pleine lune et le dernier quartier. L'œuf donne naissance à une petite larve ciliée, la planula, dont la longueur varie entre 0,5 et 2,5 mm. Expulsées par l'orifice oral, les larves mènent une vie libre au sein du plancton en nageant grâce à leurs cils vibratiles. La vie larvaire ne dure que quelques jours seulement; elle atteint rarement un mois. Malgré sa brièveté, cette phase libre permet la dissémination de l'espèce, grâce à l'entraînement des larves par les courants marins. Au bout d'un certain temps, variable suivant les espèces, mais également sous l'influence des conditions extérieures comme la lumière et la température, la larve se fixe sur un support solide, perd ses cils et se transforme peu à peu en un polype solitaire qui sécrète les premiers éléments de son squelette.

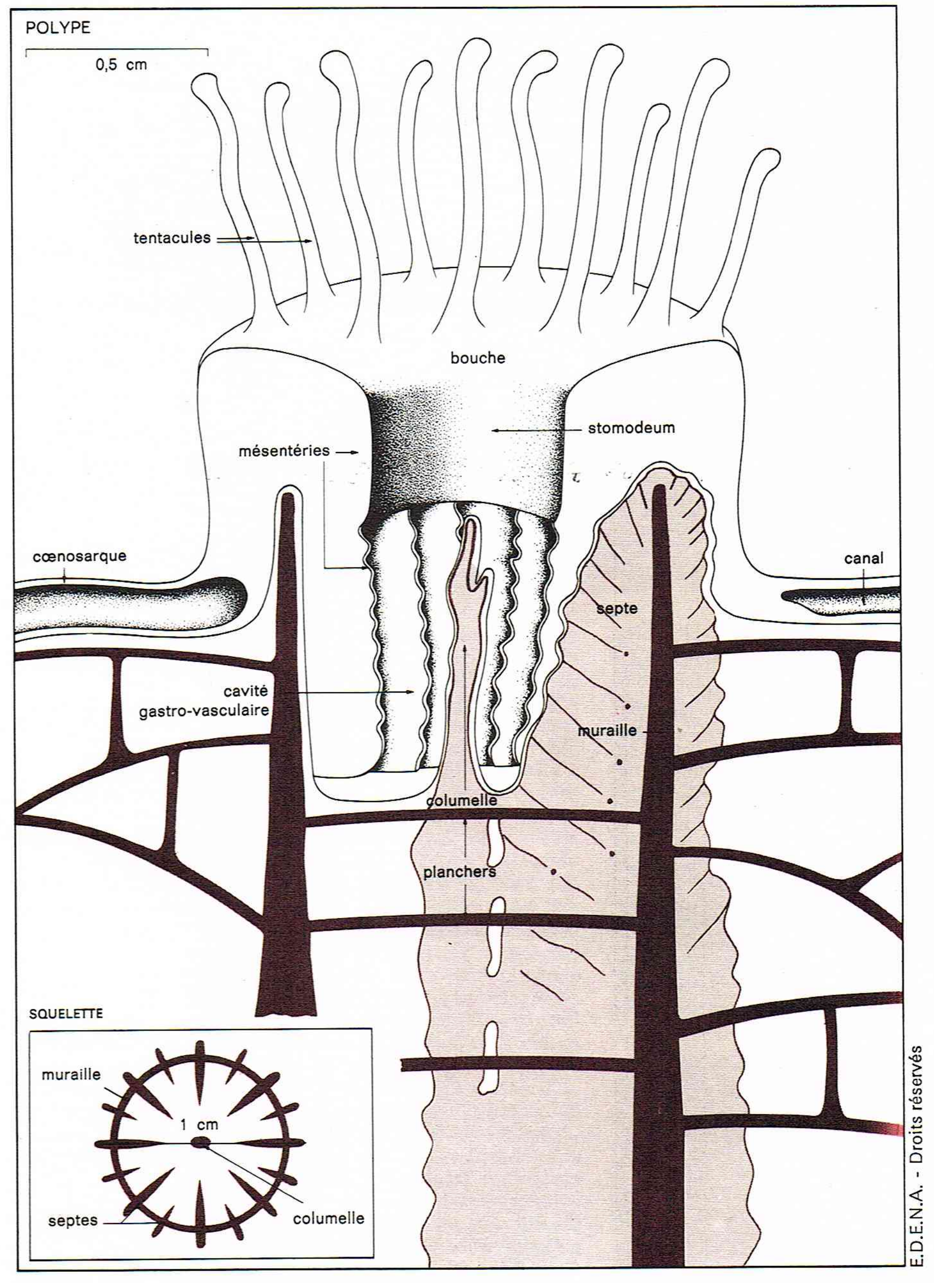
Lorsque le polype est parvenu à maturité apparaît chez les formes coloniales le phénomène de bourgeonnement (ou gemmation). Sur les parois du sujet solitaire se différencie un bourgeon qui se développe en un second polype, lequel sécrète à son tour un squelette étroitement soudé à celui de l'individu original. Par bourgeonnements successifs, la colonie croît et acquiert la forme caractéristique de l'espèce. Chez *Fungia* existe une véritable scissiparité transversale : la larve, après fixation, se transforme en un petit individu pédonculé qui, parvenu à un certain stade de croissance, se détache et devient libre, processus qui peut se reproduire plusieurs fois et rappelle la strobilisation des acalèphes. Chez *Diaseris*, voisin de *Fungia*, l'Animal se fragmente en plusieurs morceaux dont chacun se régénère peu à peu ; sur la Grande Barrière australienne, on a pu compter en certains points jusqu'à mille individus au m², provenant tous de la division de quelques *Diaseris* adultes.

Presque tous les coraux vivent fixés sur un support solide. Cependant, certains reposent sur les sédiments meubles du fond; quelques-uns, comme *Fungia*, parviennent à se mouvoir lentement grâce à leurs tentacules. Le Madréporaire solitaire *Heteropsammia* réussit à se déplacer grâce à un petit Ver parasite, *Aspidosiphon*, qu'il abrite partiellement dans son squelette.

Écologie des Madréporaires

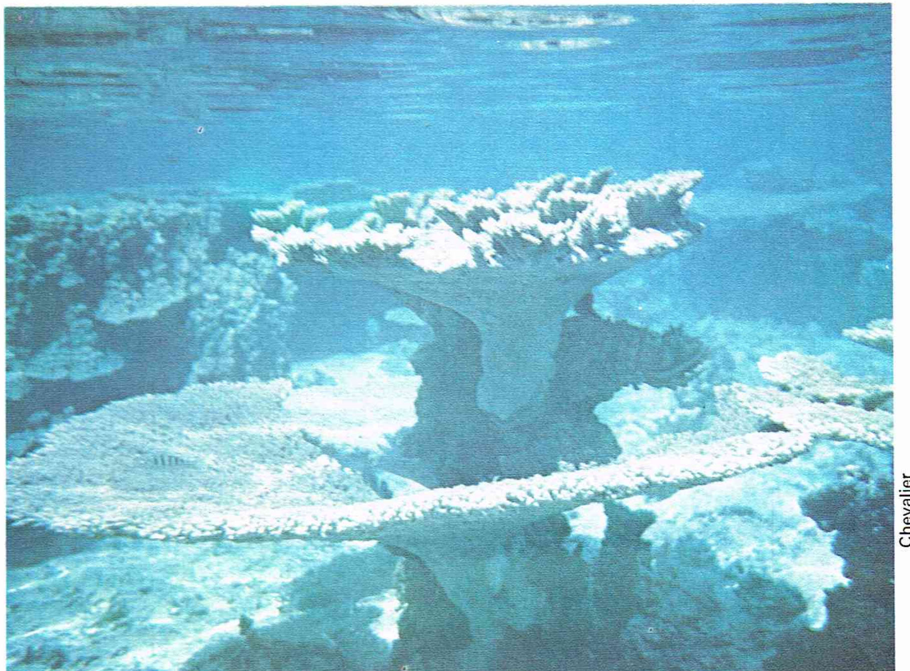
La répartition des Madrépores est très influencée par le milieu extérieur. Du point de vue écologique, on peut reconnaître parmi les coraux deux types essentiels : les Madréporaires récifaux ou hermatypiques, qui contiennent dans leurs tissus des zooxanthelles, et les Madréporaires non récifaux ou ahermatypiques, qui sont dépourvus d'Algues symbiotiques et qui peuvent vivre dans des conditions écologiques moins strictes que les précédents.

Les coraux de récifs vivent dans les eaux peu profondes et chaudes où la température ne descend jamais au-dessous de 18°, l'optimum se situant entre 25° et 29° ; en revanche, une température supérieure à 35° entraîne la mort des organismes, et les petites cuvettes d'eau stagnante très chaude n'abritent jamais de Madrépores. Ne pouvant vivre sans lumière, les coraux hermatypiques descendent rarement au-dessous de 60 m de profondeur. Ils exigent aussi une eau salée et ceux de la mer Rouge subissent même une salinité supérieure à la normale (40 ‰) ; une trop grande dilution leur est néfaste, et c'est l'une des raisons pour lesquelles ils ne peuvent s'installer à l'embouchure des grands fleuves. La plupart des coraux ne supportent pas l'émersion ; toutefois, certains d'entre eux (*Platygyra, Porites*) découvrent à marée basse, et luttent contre la dessiccation en sécrétant un abondant mucus. Les Madrépores de récifs recherchent les

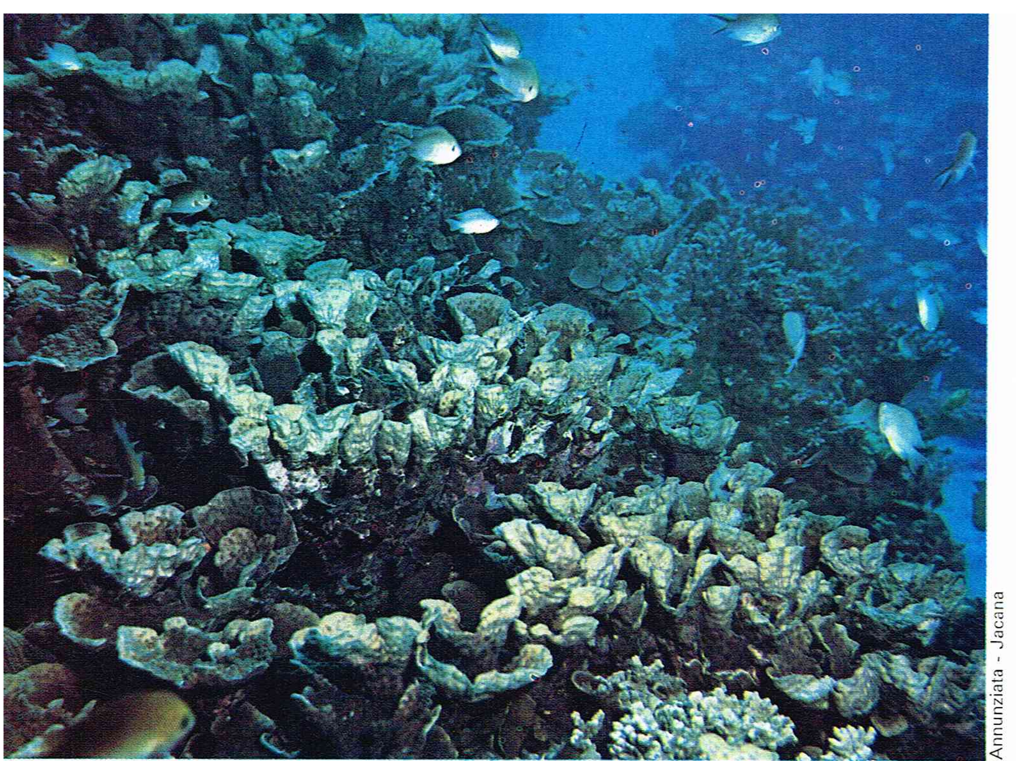


▲ ***Représentation schématique d'un polype de Scléractiniaire.***

▼ ***Les récifs coralliens montrent parfois des formes étranges.***



Chevalier



Annunziata - Jacana

▲ *Fond corallien à* Aestropora.

eaux claires, oxygénées, et s'accommodent difficilement des sédiments en suspension dans la mer. Un apport considérable d'alluvions lors des tempêtes peut détruire ces organismes sur une grande surface. Néanmoins, quelques espèces s'adaptent aux eaux boueuses et parviennent à lutter contre l'envasement grâce aux nombreux cils vibratiles qui tapissent la paroi extérieure des polypes; *Fungia* et *Maeandra areolata* enfouis sous le sable fin se libèrent totalement des sédiments au bout d'une heure au plus. Cette faculté d'adaptation explique que des eaux troublées par des apports terrigènes comme celles de la grande baie de Djakarta en Indonésie puissent renfermer des constructions coralliennes souvent très riches.

Les Madréporaires hermatypiques, à cause de leurs exigences écologiques généralement assez importantes, sont localisés dans les régions tropicales, principalement entre 32° de latitude nord et 30° de latitude sud. Toutefois, à la suite de circonstances favorables, ils parviennent à s'installer au-delà de ces limites. La baie d'Enoura Wan au Japon (35° 5′ latitude nord) et l'île de Lord Howe dans le Pacifique (31° 38′ latitude sud) abritent les formations à coraux récifaux les plus éloignées de l'équateur. En revanche, dans les régions tropicales, les Madrépores sont absents si les conditions propices à leur développement font défaut : à l'embouchure des grands fleuves d'Afrique, de l'Inde et de l'Amérique du Sud par exemple. De même les courants froids qui baignent périodiquement les côtes occidentales de l'Afrique australe ou de l'Amérique du Sud ont empêché leur installation. Celle-ci exige en outre un support convenable, une large plate-forme peu profonde; là où ces conditions sont remplies dans les eaux tropicales, que ce soit au voisinage d'îles ou de continents ou sur des hauts fonds formés par d'anciens volcans, les Madrépores construisent avec d'autres organismes, surtout des Algues calcaires, des récifs dont les principaux types sont les récifs frangeants le long des côtes, les récifs-barrières à une certaine distance du rivage, les atolls, récifs annulaires entourant un lagon, enfin les récifs tabulaires qui sont des masses calcaires très étendues, plates à leur sommet et aux contours irréguliers. Deux grandes régions récifales peuvent être reconnues.

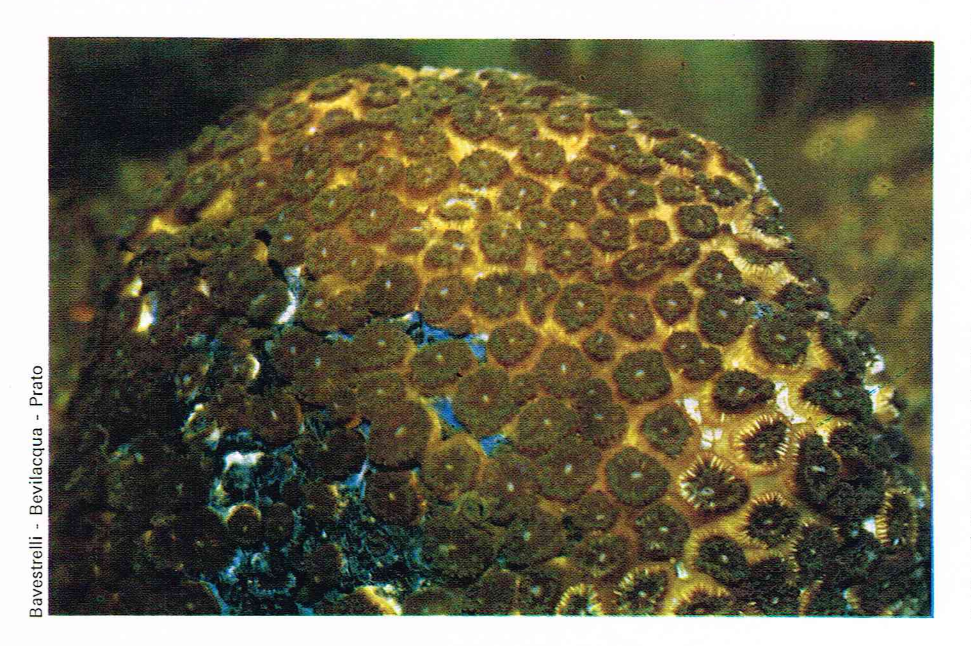
Dans l'Atlantique occidental tropical, les récifs coralliens (frangeants, en barrières et deux petits atolls) s'étendent depuis la Floride jusqu'à la côte nord du Brésil et principalement aux Antilles. De petites formations coralliennes se sont installées également aux Bermudes; elles sont baignées par les eaux chaudes du Gulf Stream. La faune madréporique, riche de vingt genres et quarante espèces, renferme des formes spéciales à cette région *(Mussa, Meandrina, Agaricia)* et d'autres communes au Pacifique. Les coraux des Antilles sont parvenus, au début du Quaternaire, à coloniser les côtes occidentales d'Afrique qui abritent actuellement des récifs de faible extension, peuplés par une quinzaine d'espèces, toutes connues dans les Caraïbes.

Dans la région indo-pacifique, les récifs coralliens couvrent une surface considérable dans la mer Rouge, dans l'océan Indien, en Indonésie et dans le Pacifique tropical. La Grande Barrière australienne, qui s'étend sur 2 500 km de longueur, constitue le plus bel ensemble corallien actuel et la région indo-pacifique renferme de nombreux atolls. Dans ce vaste domaine récifal, on a compté quatre-vingts genres et plus de six cents espèces de Madréporaires. Le nombre diminue d'ailleurs au fur et à mesure que l'on s'éloigne de l'équateur (à cause des modifications de température) et également d'ouest en est par suite de l'isolement des îles du Pacifique central. La côte occidentale de l'Amérique constitue même une province faunistique particulière qui ne renferme qu'une quarantaine d'espèces coralliennes, différentes de celles des Antilles et installées sur de petites constructions récifales dans le golfe de Californie, la baie de Panama et la côte du Pérou.

Sur un récif, les coraux ne sont pas répartis au hasard. La profondeur de la mer, le vent, la houle et d'autres facteurs moins importants président à leur distribution et parviennent à créer une zonation plus ou moins aisément discernable. Sur un atoll du Pacifique on peut reconnaître plusieurs zones. Le platier récifal, souvent à fleur d'eau à marée basse, n'abrite que des colonies rampantes ou petites qui deviennent plus abondantes vers la bordure externe, sauf si la houle trop forte favorise la croissance des Algues calcaires (lithothammies) au détriment des coraux. La pente externe de l'atoll est en général riche en Madréporaires constructeurs *(Acropora, Pocillopora, Porites, Montipora)* jusqu'à une profondeur de 20 ou 30 m. Au-delà, les coraux deviennent moins abondants en même temps qu'apparaissent des genres beaucoup plus rares dans les eaux superficielles, comme *Echinopora*. *Leptoseris* et quelques autres persistent jusqu'à 100 m et au-delà. Le lagon abrite des formes branchues ou en parasol (*Acropora* surtout) d'autant plus fragiles qu'elles vivent à de plus grandes profondeurs. Protégées d'une forte houle, les colonies atteignent souvent de grandes dimensions. Toutefois, au-dessous de 50 m, elles disparaissent pratiquement à cause de la forte sédimentation calcaire et en raison du renouvellement insuffisant de l'eau.

Aux coraux récifaux des mers chaudes s'opposent les Madréporaires ahermatypiques dépourvus de zooxanthelles et qui, pour cette raison, vivent depuis la surface jusqu'à plusieurs milliers de mètres de profondeur, avec toutefois un optimum vers 200 à 400 m. *Fungicyathus*, le plus profond, a été récolté par dragage sous 6 000 m d'eau. Peu exigeants sur les conditions de température, ces Madréporaires se trouvent sous toutes les latitudes et certaines espèces vivent sans inconvénient dans des eaux dont la température est voisine de 0°. Ils appartiennent le plus souvent à des familles différentes de celles des formes tropicales. On y rencontre beaucoup de formes simples (*Caryophyllia, Flabellum, Balanophyllia,* dont l'espèce *B. regia* est assez commune sur les côtes de

▼ *Sur un récif, les coraux ne sont pas répartis au hasard; de nombreux facteurs président à leur distribution; ici, une colonie de* Favia.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



A. Margiocco

◀ *Certains coraux sont dépourvus d'Algues zooxanthelles; pour cette raison, ils peuvent vivre jusqu'à des profondeurs importantes; c'est le cas de* **Dendrophyllia cornigera.**

Bretagne), mais également des organismes coloniaux ramifiés *(Lophohelia, Amphihelia, Dendrophyllia)*, susceptibles de construire de petits édifices calcaires. Ainsi, de véritables récifs à Madrépores peuplent l'Atlantique au large de la Norvège, de l'Irlande, de la France, de l'Espagne et du Maroc à une profondeur oscillant entre 100 et 1 200 m. Récemment, près de la Nouvelle-Zélande, les océanographes ont reconnu sous 300 m d'eau un banc récifal construit par un corail colonial *(Goniocorella)* et s'étendant sur près de 1 km de longueur et 40 m de hauteur.

Origine des récifs

De nombreuses théories ont été émises pour expliquer la genèse des récifs et leur évolution. L'une des plus classiques a été imaginée vers 1840 par Darwin. Selon cet auteur, les premiers récifs qui apparaissent au voisinage d'une terre émergée sont frangeants. Plus tard, si un lent affaissement du rivage se produit (mouvement de subsidence), le récif devient une barrière, à la suite d'une croissance verticale des organismes. Enfin, si le mouvement de descente se poursuit, l'île disparaît totalement et le récif devient un atoll. Ainsi, ces formations annulaires représenteraient le dernier stade d'une très longue évolution résultant à la fois de la croissance des Madréporaires et d'un lent affaissement d'une terre émergée. Darwin et son disciple Dana expliquent ainsi la formation de tous les atolls de la région indo-pacifique qui se seraient installés sur d'anciens volcans éteints affaissés sous la mer. Cette théorie recueillit l'unanimité du monde scientifique durant plusieurs décennies, et c'est pour vérifier sa validité que fut entrepris en 1896 le premier forage réalisé sur un récif corallien, dans l'atoll Funafuti (archipel d'Ellice). La sonde traversa 367 m de formations récifales. Puisque les coraux récifaux peuvent vivre à une telle profondeur, il fallait admettre qu'un lent enfoncement du socle s'était produit; cette conclusion confirmait les idées de Darwin.

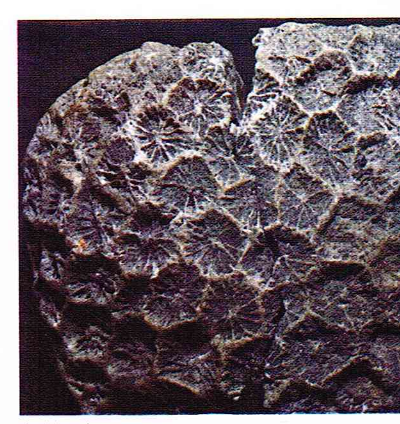
Cependant, d'autres auteurs eurent des doutes sur la validité de cette théorie. Selon eux, les matériaux traversés par le forage de Funafuti n'étaient en réalité que des débris éboulés le long des pentes de l'atoll et cette expérience n'apportait aucune preuve décisive à l'idée de subsidence. Pour Murray et d'autres auteurs, les lagons des récifs-barrières ainsi que ceux des atolls seraient le résultat d'une action dissolvante de la mer ou proviendraient d'une érosion à la fois mécanique et chimique par les organismes vivants destructeurs (Vers, Algues perforantes, Mollusques, etc.). En 1910, Daly émit une hypothèse, connue sous le nom de théorie du contrôle glaciaire, qui suppose une stabilité des terres émergées, mais par contre une modification du niveau des océans au cours du Quaternaire. Durant les quatre grandes glaciations, l'eau de la mer stockée dans les régions polaires sous forme de glace a entraîné un abaissement du niveau de la mer, que Daly a évalué à 80 m environ pour la dernière glaciation (trente mille ans avant notre ère). Les récifs émergèrent et furent en grande partie détruits par l'érosion; ainsi se constituèrent de vastes plates-formes qui, durant les périodes de réchauffement des phases interglaciaires et la lente remontée du niveau marin, servirent de support aux organismes constructeurs. La forme des récifs installés au bord de ces plateaux sous-marins est donc sous la dépendance de la topographie du socle. Daly expliquait ainsi la morphologie des récifs-barrières et des atolls.

Depuis quarante ans, une dizaine de forages profonds ont été réalisés dans les formations récifales en Indonésie, au sud du Japon, dans les îles Marshall, aux Tuamotu, en Nouvelle-Calédonie, aux îles Hawaii. A Eniwetok et à Bikini, la sonde a traversé respectivement 820 et 1 480 m de récifs en place. Le socle volcanique a pu être atteint sous plusieurs atolls. La preuve de la subsidence suggérée par Darwin semble donc établie définitivement, mais une étude précise des matériaux récoltés durant ces travaux a montré aussi l'exactitude des vues de Daly. On a pu constater en effet des interruptions dans la croissance du récif, correspondant aux périodes d'émersion durant les différentes phases glaciaires. La mise en place des grandes formations récifales actuelles s'est échelonnée durant toute l'époque cénozoïque; la plus ancienne d'entre elles est peut-être celle de l'atoll d'Eniwetok, établie sur un ancien volcan qui s'est éteint il y a trente millions d'années environ et qui s'est enfoncé peu à peu sous la mer.

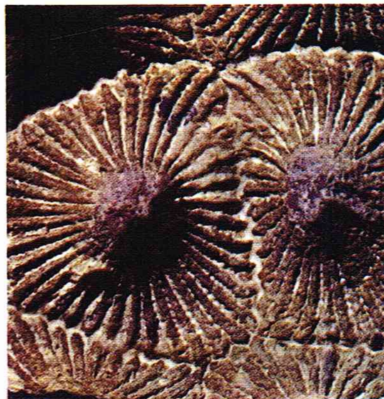
Évolution des Madréporaires

Durant l'ère primaire, les Cœlentérés constructeurs sont représentés par les Stromatopores (attribués aux Hydrocoralliaires), les Tétracoralliaires et les Tabulés. Les Madréporaires n'apparaissent qu'au Secondaire. Les organismes de cette époque, très différents de ceux qui vivent actuellement, ont édifié à plusieurs reprises d'immenses récifs, en particulier au Jurassique où les coraux hermatypiques s'étendaient jusqu'au nord de l'Europe; en France, ils ont construit d'importantes barrières dans le Bassin parisien (Hauts de Meuse), dans le Jura, en Provence et en Aquitaine. Depuis cette époque, les Madréporaires récifaux ont progressivement reculé vers les tropiques. C'est au début du Quaternaire que se mettent en place les deux grandes zones récifales actuelles, les régions antillaise et indo-pacifique. L'aire couverte par les Madréporaires constructeurs n'a donc cessé de diminuer depuis l'apparition du groupe jusqu'à nos jours.

▼ *Les Madréporaires sont apparus au Secondaire et ont édifié de grands récifs surtout au Jurassique; on peut trouver ainsi des formes fossilisées, tel* **Isastrea**, *en haut.* **Cyatophyllum helianthoides**, *un Tétracoralliaire, en bas.*



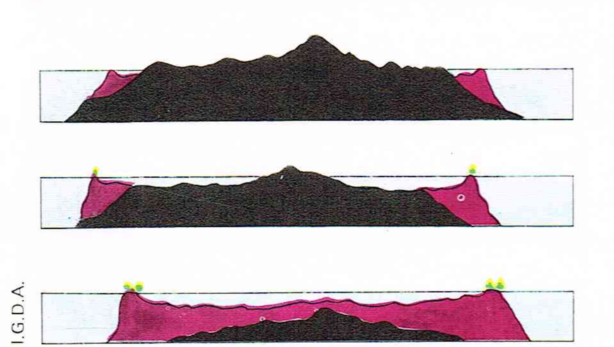
A. Margiocco



D. Faulkner

Ordre des Zoanthaires

Cet ordre regroupe des Hexacoralliaires peu nombreux, coloniaux (à une exception près), dépourvus de squelette, ressemblant superficiellement à des Actinies. Ces formes simples, ne possédant qu'une couronne marginale de tentacules indivis et peu nombreux, ne sont relativement abondantes que dans les eaux chaudes peu profondes. Leur aspect général rappelle fréquemment celui d'un Octocoralliaire encroûtant, car leur lame basilaire commune se fixe sur des supports variés (pierres, coquilles, Éponges, Hydroïdes, Gorgones, coraux, Bryozoaires, Vers tubicoles...). Leurs polypes, réunis à la base, présentent un seul siphonoglyphe et une symétrie bilatérale très accentuée. Le nombre des mésentères est variable; si initialement il est de douze, son accroissement a lieu au niveau des deux interloges directrices situées au voisinage de la loge sulcale. Il existe deux sortes de mésentères : des macroseptes, fertiles, complètes, atteignant le pharynx, et des microseptes, stériles et incomplètes.



I.G.D.A.

◀ *Représentation schématique des différents stades présumés de la formation d'un atoll; à la suite d'un affaissement du sol, les coraux croissent en hauteur, puis l'île finit par disparaître et, à sa place, se trouve un atoll.*



G.S. Giacomelli

▲ *Les Zoanthaires, presque exclusivement coloniaux, sont dépourvus de squelette et munis d'une seule couronne marginale de tentacules ; ici,* **Parazoanthus axinellae.**

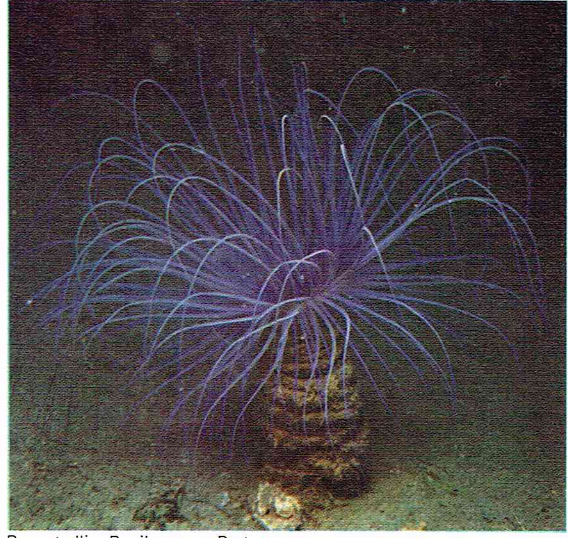
Les larves pélagiques sont parfois incubées. En Méditerranée se rencontre fréquemment *Parazoanthus axinellae,* de couleur jaune-orangé, fixé de préférence sur une Éponge siliceuse *(Axinella)* et vivant en zone sombre et peu profonde. Chaque espèce d'*Epizoanthus* a son support favori.

Ordre des Cérianthaires

Les Cérianthaires sont des Hexacoralliaires solitaires, en partie fichés dans le sable ou la vase et ressemblant à des Actinies. Les polypes, à long corps cylindrique musclé, plus ou moins plissé transversalement, sont dépourvus de disque pédieux et de squelette ; ils sont enfermés dans une sorte de tube de consistance solide, contenant beaucoup de nématocystes, formé par la sécrétion de nombreuses cellules muqueuses ectodermiques, fréquemment englué de vase et incrusté de grains de sables et de particules étrangères. Les tentacules, grêles, terminés en pointe, de taille variable et dépourvus de pinnules, sont disposés en deux séries concentriques autour de l'orifice buccal. Les plus longs constituent la série externe ou marginale alors que les plus courts forment le groupe interne ou labial. Le disque buccal ne peut se rétracter dans la colonne basale, comme c'est habituellement le cas chez les Actinies, mais, quand l'Animal est inquiété, il rentre en totalité dans son tube.

La symétrie bilatérale est aussi accentuée que celle des Actinies. Il existe un seul siphonoglyphe déterminant la face sulcale. Les mésentères sont nombreux et symétriques ; leur croissance est continue à partir d'une loge directrice asulcale, si bien que leur nombre augmente régulièrement avec l'âge. Ils sont fréquemment dépourvus de muscles transversaux, mais munis de muscles longitudinaux. La larve est une cerinula à vie libre et pélagique mesurant quelques centimètres de diamètre.

Cerianthus membranaceus est une espèce commune en Méditerranée, atteignant parfois 30 cm, avec des tentacules remarquables par leur finesse et leur teinte verte ou violette. Cette espèce, fréquemment enfouie dans un terrier creusé dans la vase, n'apparaît que par son disque buccal et ses tentacules. D'autres cérianthes sont connus dans la Manche et le long de la côte américaine de l'Atlantique, où une espèce d'eau peu profonde atteint 15 cm, alors qu'une autre, plus nordique, vivant en plus grande profondeur, héberge fréquemment dans son tube long de 60 cm une Actinie de 45 cm. *Cerianthus estuari,* dont les tentacules marginaux transparents s'étalent en une couronne de 10 à 12 cm de diamètre, vit en abondance sur les fonds plats et sableux de la côte pacifique américaine, au voisinage d'une Actinie creusant des terriers *(Harenactis).* Enfin, une espèce géante de la Caroline du Sud, qui ne prospère que dans la zone de balancement des marées, montre fréquemment un tube de 1,80 m de long. La plupart des cérianthes sont principalement répandus dans les zones tropicales ou subtropicales.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▶ *Chez les Cérianthaires (ici,* **Cerianthus filiformis**)*, le polype solitaire et sans squelette est entouré d'une sorte de tube solide souvent incrusté de grains de sable.*

Ordre des Antipathaires

Les représentants de cet ordre sont des Hexacoralliaires coloniaux, plus ou moins développés, dont la hauteur varie entre 1 cm et 1 m, soutenus par un squelette axial noir, corné, tantôt lisse, tantôt épineux, très dur, donnant à l'ensemble une apparence de plante ou de Gorgone.

Les colonies sont allongées, ramifiées ou spiralées, fichées dans le sable, et vivent en commensalisme avec de nombreux groupes animaux (Spongiaires, Crustacés, Actinies, Annélides). Le cœnosarc recouvrant l'axe est très réduit ; les polypes, ténus, ne présentent généralement que six tentacules non rétractiles, dont les deux plus longs correspondent aux deux extrémités pharyngiennes. Les mésentères sont inégaux. Aux six mésentères principaux, complets, s'ajoutent parfois quatre à six mésentères secondaires d'importance morphologique bien moindre. Il y a deux siphonoglyphes et la musculature est faible.

Les colonies vivent généralement dans les eaux profondes (jusqu'à 3 600 m) de la mer Rouge, du golfe Persique, de la Chine, du Japon, de l'archipel malais, de l'océan Indien, de l'océan Atlantique et de la Méditerranée. Leur squelette est encore utilisé en Asie dans la fabrication de bracelets dits « de corail noir » qui passent pour protéger des méfaits de l'eau, des rhumatismes, etc.

BIBLIOGRAPHIE

BAYER Fr., *Treatise on Invertebrate Paleontology,* Part F, *Coelenterata, Octocorallia,* 1956. - BROCH Hj., *Handbuch der Zoologie,* 1 Bd, *Hydroida, Trachylina und Siphonophora,* 1923-25. - DELAGE Y., et HEROUARD E., *Traité de zoologie concrète,* v. II (2), *les Cœlentérés,* Paris, 1904. - HICKSON S.J., *An Introduction to the Study of Recents corals,* Univ. Press, Manchester, 1924 - HYMAN L.H., *The Invertebrates : Protozoa Through Ctenophora,* Mc Graw-Hill Book C°, New York, 1940. - KRAMP P.L., *Synopsis of the Medusae of the World,* Cambridge, 1961. - KRUMBACH Th., *Handbuch der Zoologie,* 1 Bd, *Scyphozoa,* 1923-25. - KUKENTHAL W., *Handbuch der Zoologie,* 1 Bd, *Octocorallia,* 1923-25. - MAYER A.G., *Medusae of the World,* 3, *Scyphomedusae,* Washington, 1910. - NAUMOV D.V., 1960, *Hydroids and Hydromedusae of the U.S.S.R.,* Israel Program for Scientific Translations, Jérusalem, 1969 : 660 p. - PAX E., *Handbuch der Zoologie,* 1 Bd, *Hexacorallia,* 1923-25. - REES W.J. (Ed.), 1966, *The Cnidaria and their Evolution,* Academic Press, London, 449 p. - RIELD R., *Fauna und Flora der Adria,* Berlin, 1963. - RUSSEL F.S., *The Medusae of the British Isles,* Univ. Press, Cambridge, 1953. - THIEL M.E., *Scyphomedusae,* Leipzig, 1936, 1938, 1959, 1962. - TRÉGOUBOFF G., et ROSE M., *Manuel de planctonologie méditerranéenne,* C.N.R.S., Paris, 1957. - UCHIDA T., 1963, *The Systematic Position of the Hydrozoa,* Japanese Journal of Zoology, 14 (1) : 1 — 14 p. - WELLS J.W. et HILL D., *Treatise on Invertebrate Paleontology,* Part F, *Zoanthiniaria, Actiniaria, Rugosa,* 1956.

LES CTÉNAIRES

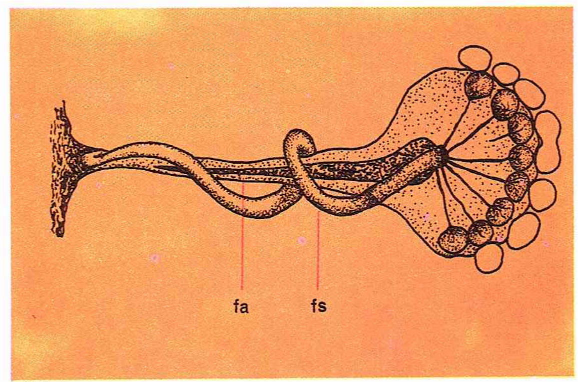
Rangés autrefois avec les Cnidaires dans l'embranchement des Cœlentérés, les Cténaires sont considérés aujourd'hui comme un groupe distinct. A part quelques formes aberrantes, ils sont tous marins et pélagiques et se déplacent grâce aux mouvements des palettes ciliées disposées en rangées à la surface du corps. Ils sont transparents, possèdent une symétrie bilatérale et sont hermaphrodites. Les nématocystes font défaut, mais leur rôle dans la capture des proies est assuré par d'autres cellules, les colloblastes, qui sont des cellules adhésives

Organisation générale

Une description générale peut être établie en prenant pour type le genre *Cydippe*. Le corps est globuleux, translucide, de la grosseur d'une cerise; il possède deux plans de symétrie : un plan sagittal passant par la bouche et un plan transversal perpendiculaire au premier. A un pôle, le pôle oral, s'ouvre la bouche, qui est dirigée vers l'avant quand l'Animal se déplace. Au pôle opposé, le pôle aboral, se trouve l'unique organe des sens et de l'équilibration, le statocyste. A la surface du corps, huit bandes ciliées vibratiles dessinent huit méridiens équidistants et incomplets. Elles sont constituées par une série de palettes natatoires rectangulaires, formées de cils fusionnés à leur base; l'ensemble ressemble à une paupière bordée de cils ou à un peigne, d'où le nom de l'embranchement (κτείς = peigne). Les cellules ectodermiques portant les palettes ciliées sont reliées entre elles par des prolongements, si bien que toutes les palettes d'une même bande méridienne sont synchrones. Sur les côtés de l'Animal, deux longs tentacules s'insèrent au fond d'un cul-de-sac ou gaine tentaculaire, à l'intérieur de laquelle ils peuvent se rétracter. Certaines cellules épithéliales différenciées ou colloblastes sont concentrées sur de minuscules tentacules secondaires : les tentilles. La surface libre des colloblastes est recouverte de corpuscules glutineux sécrétés par la partie glandulaire de la cellule; une bande élastique en spirale entoure la cellule et lui assure le retour à la forme initiale après décollement. Ces colloblastes adhèrent aux proies, en général de petits Crustacés planctoniques, et peuvent servir plusieurs fois; notons toutefois qu'ils sont fréquemment renouvelés.

Organisation interne

La bouche donne accès à un vaste pharynx tapissé par l'ectoderme; il occupe la moitié de la hauteur du corps et joue un rôle important dans la digestion. Une cavité gastrique lui fait suite; tapissée d'endoderme, elle a une disposition particulièrement complexe et débute par une chambre, ou infundibulum, prolongeant le pharynx d'où partent des canaux horizontaux en nombre pair. Ces



I.G.D.A.

◀ ***Structure d'un colloblaste, cellule différenciée servant à la capture des proies; fa, filament axial; fs, filament spiral.***

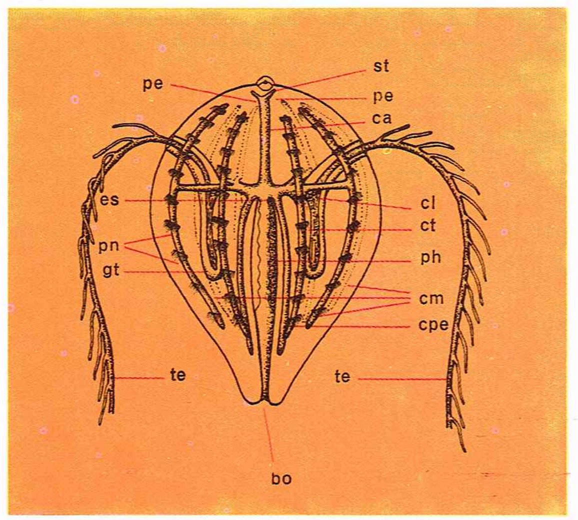
canaux se ramifient en canaux méridiens ascendants et descendants situés sous les bandes méridiennes. L'endoderme qui recouvre tout ce système de canaux méridiens est perforé par places. Les perforations sont bordées de cils dont les battements assurent le passage du liquide cavitaire vers la mésoglée (lame gélatineuse assez semblable à celle des Cnidaires). Cet appareil digestif est en réalité un appareil gastrovasculaire. Il existe un appareil excréteur très rudimentaire, partant de la cavité gastrique à la hauteur de l'infundibulum et venant s'épanouir en quatre petits canaux au niveau du statocyste. Deux de ces canaux se terminent par une ampoule, les deux autres s'ouvrent à l'extérieur.

Les gonades mâles et femelles se développent sur un même individu sans qu'il y ait autofécondation, car les produits génitaux sont émis dans la mer par la bouche. Les gonades tapissent les parois latérales des canaux méridiens, mâles d'un côté et femelles juste en face, dans le même canal.

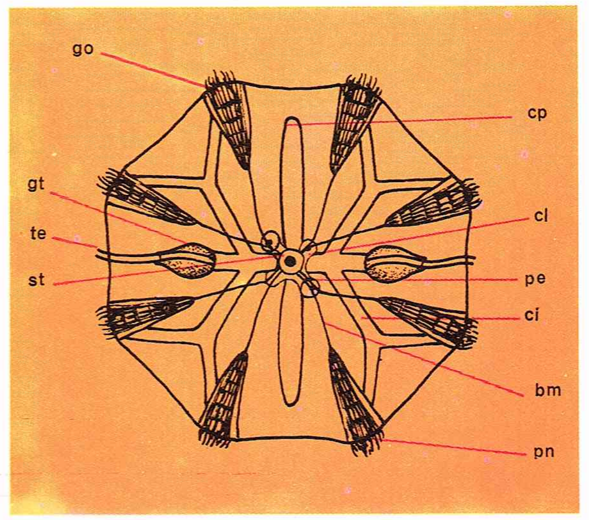
Le statocyste est situé au pôle aboral dans une légère dépression. Il a la forme d'une cloche percée à la base de plusieurs orifices pour la pénétration de l'eau. Le centre est occupé par quatre « ressorts » constitués de cils agglomérés sur lesquels repose un statolithe résultant de la fusion de granulations calcaires. Cet organe unique est en relation par un réseau de cils avec les bandelettes ciliées méridiennes, dessinant un champ polaire cilié.

Le système nerveux est mal connu et son existence encore discutée. Il semble qu'un réseau nerveux très diffus relie statocyste et bandes ciliaires. Des fibres musculaires sont dispersées dans la mésoglée, sous l'ectoderme, et condensées en un manchon dans le tentacule.

Le développement est entièrement planctonique; les Cténaires font partie de l'holoplancton. Les œufs sont télolécithes, la segmentation est égale au moins dans les premières divisions. La larve qui s'échappe de l'œuf

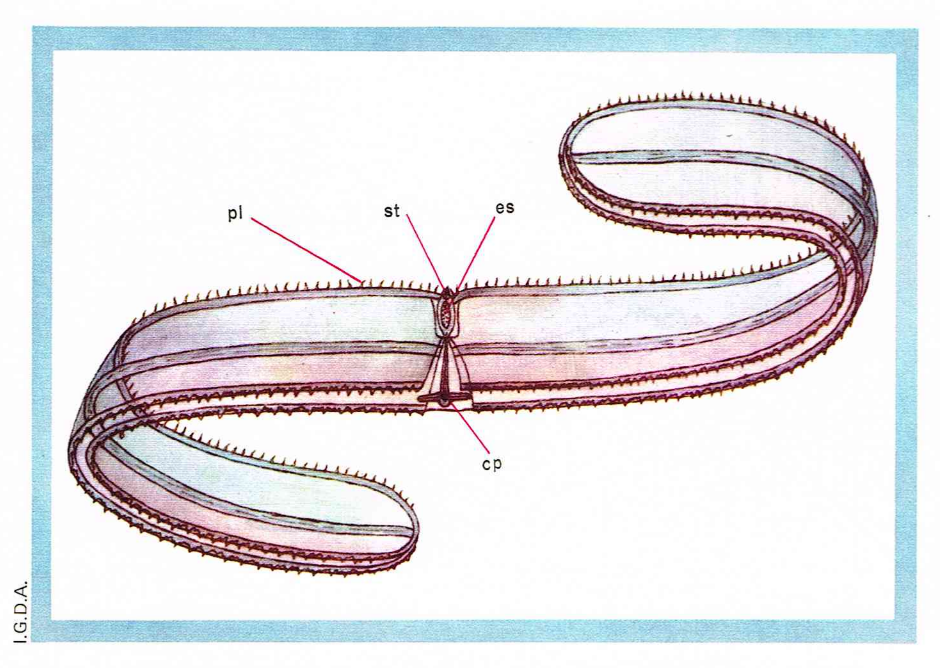


I.G.D.A.



I.G.D.A.

◀ ***Organisation générale d'un Cténaire Cydippidé, à gauche, et vue aborale, à droite; bo, bouche; bm, bande méridienne; ca, canal infundibulaire aboral ou excréteur; ci, canal interradiaire; cl, canal latéral; cm, canal méridien; cp, champ polaire cilié; cpe, canal péripharyngien; ct, canal tentaculaire; es, estomac; go, gonade; gt, gaine tentaculaire; pe, pore excréteur; ph, pharynx; pn, palette natatoire; st, statocyste; te, tentacule.***





▲ *A gauche, la ceinture de Vénus* (Cestus veneris), *Cténaire commun en Méditerranée : cp, canaux pharyngiens; es, estomac; pl, palettes natatoires; st, statocyste. A droite,* Beroe, *comme tous les Cténaires, est bien adapté à la vie pélagique.*

▼ *A gauche,* Coeloplana mesnili, *vu par le pôle aboral; à droite,* Beroe cucumis, *en coupe longitudinale.*

est semblable à l'adulte. Certaines larves peuvent présenter une acquisition précoce des caractères sexuels avec émission de produits génitaux, puis les gonades régressent et la larve poursuit son développement.

SYSTÉMATIQUE

Le critère essentiel est la présence ou non de tentacules. Il détermine la séparation des représentants en deux ordres : les Tentaculés et les Nus.

Ordre des Tentaculés

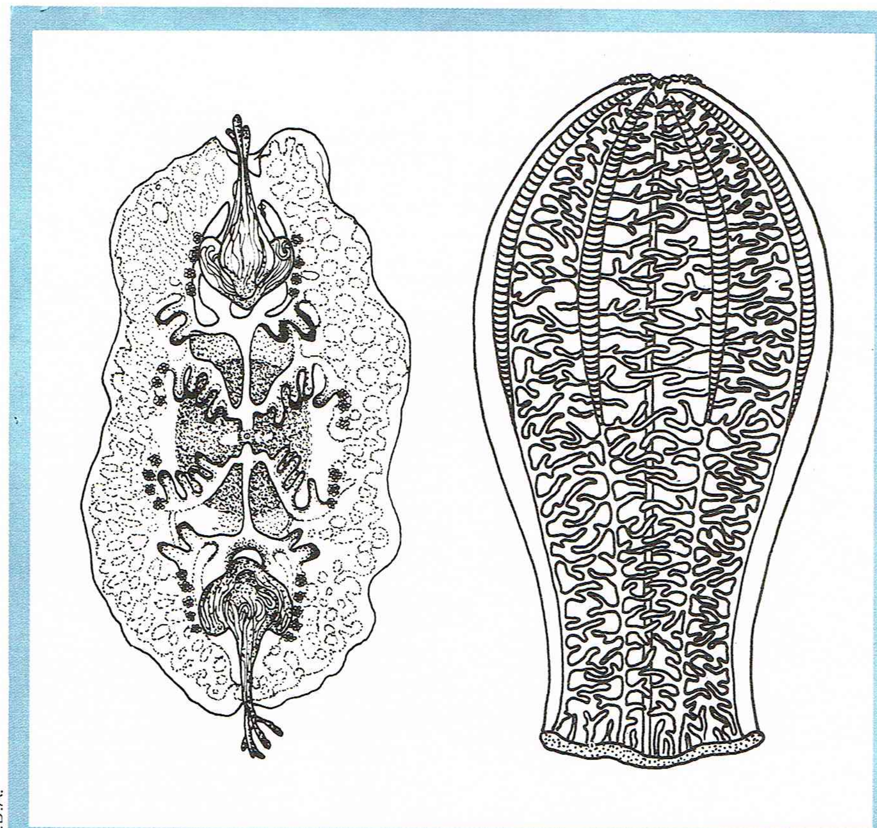
Une nouvelle séparation apparaît à l'intérieur de cet ordre, fondée sur la forme du corps : les Cydippidés sont sphériques et globuleux, les Lobés ont des protubérances sur le corps, les Rubanés sont aplatis en ruban, les Platycténidés sont déformés par leur mode de vie rampant.

Les Cydippidés renferment des Animaux appelés souvent groseilles de mer. Les genres *Pleurobrachia* et *Cydippe* sont fréquents dans le plancton.

Les Lobés possèdent des lobes aplatis au niveau du pôle oral et les bandes ciliaires méridiennes sont garnies de palettes nombreuses mais de taille réduite. *Bolinopsis* est répandu dans les eaux froides du nord de l'Europe.

Les Rubanés renferment un des genres les plus curieux du plancton. En effet, le genre *Cestus* est aplati latéralement et peut atteindre 80 cm de large; il ressemble à un ruban transparent ondulant harmonieusement dans l'eau et on lui a donné le nom de « ceinture de Vénus ».

Les Platycténidés ont une organisation dégradée qui rappelle par l'aspect morphologique les Vers plats Turbellariés. Les genres *Coeloplana* et *Ctenoplana*, hôtes de l'océan Indien, ont leur pôle oral contre le substrat.



Ordre des Nus

Les représentants de cet ordre sont dépourvus de tentacules. Ils comptent un genre très commun, *Beroe,* dont le corps est presque cylindrique. La bouche occupe toute la surface du pôle oral et les bandes ciliées méridiennes s'étalent d'un pôle à l'autre.

Les Cténaires ont une adaptation à la vie pélagique remarquable : la transparence de leur corps, la présence de bandes ciliées à mouvements synchrones, l'allégement du corps par les nombreux canaux de la cavité digestive contribuent à assurer une flottabilité maximale. Leur mode de nutrition est carnivore, et de ce fait ils participent à la chaîne alimentaire; ce sont des prédateurs redoutables, et leur action sur les autres maillons de cette chaîne est devenue un exemple classique. Dans les eaux de la mer de Barents vit un Cténaire, *Bolinopsis,* particulièrement friand d'un Copépode très commun, dont il décime bientôt la population. Mais les *Beroe* mangent les *Bolinopsis,* redonnant alors espoir aux Copépodes. Alors interviennent les morues qui se nourrissent de *Beroe; Bolinopsis* peut de nouveau pulluler au détriment de la population de Copépodes.

Bien qu'il ne renferme qu'une vingtaine d'espèces, cet embranchement est important car il assure le passage des Cnidaires aux Vers par les Platycténidés, très aberrants, qui ont une morphologie proche de celle des Turbellariés.

BIBLIOGRAPHIE

TRÉGOUBOFF, G., et ROSE M., 1957, *Manuel de planctonologie méditerranéenne*, tomes I et II; C.N.R.S., Paris, 587 p., 212 pl.

H. Chaumeton - Jacana

LES « VERS »

Dans la systématique de la zoologie, on donnait autrefois le nom de Vers (Vermidés, Helminthidés, Helminthes = *Helmynthes*), qui n'a plus maintenant de valeur que dans le langage commun, à un grand nombre de formes animales auxquelles on attribuait comme caractères distinctifs : la symétrie bilatérale, l'absence constante d'appendices articulés, et le corps souvent mou, plus ou moins allongé, aplati chez certains groupes (Plathelminthes), ou filiforme et à peu près cylindrique chez d'autres (Némathelminthes notamment), ou encore divisé en segments chez un dernier groupe (Annélides). D'après l'ancienne classification, les Plathelminthes, les Némathelminthes et les Annélides, ainsi que d'autres groupes d'Animaux connus seulement des scientifiques du fait de leur taille minuscule ou de leur habitat particulier, étaient réunis en un phylum unique, placé au même rang que ceux des Mollusques, des Échinodermes ou des Arthropodes.

Tout cet ensemble de formes animales comprenait des organismes marins et dulçaquicoles, planctoniques ou benthiques, libres ou fixés, certains ayant pour habitat des liquides (vinaigre) ou la terre arable (humus) ; beaucoup d'autres encore étaient parasites de Vertébrés, d'Invertébrés ou de Végétaux.

L'étude de plus en plus approfondie de la structure et de l'embryogenèse de représentants des divers groupes aboutit à démontrer qu'il était impossible de trouver pour les Vers un plan commun d'organisation, même fondamentale, alors que cela était possible pour les autres phylums déjà cités. Les caractères pris en considération, comme l'acquisition d'un tube digestif complet, la présence et le type des organes excréteurs (protonéphridies ou métanéphridies), la division du corps en segments, le nombre de ces segments, la présence ou l'absence et la nature d'une cavité générale (cœlome), la comparaison des formes larvaires et le type de segmentation des œufs, et d'autres caractères particuliers se sont révélés insuffisants pour trouver une réelle unité chez les Vers. Ainsi, il n'y avait pas d'indices concrets de liaison phylogénétique entre tous les groupes de Vers, mais seulement entre certains d'entre eux. On fut donc amené à ne plus considérer les Vers comme un phylum, qui paraissait désormais tout à fait artificiel, et on substitua à celui-ci un certain nombre d'embranchements. Bien que les avis soient encore partagés sur les affinités existant entre les différents embranchements et qu'à l'intérieur de ceux-ci les divisions soient parfois arbitraires ou provisoires, on peut admettre que l'ancien terme de « Vers » recouvre actuellement les embranchements suivants : Plathelminthes, Mésozoaires, Acanthocéphales, Némertiens, Némathelminthes, Rotifères, Nématorhynques, Annélides, et quatre classes aux ressemblances plus incertaines et détachées de ces embranchements : Priapuliens, Myzostomides, Sipunculiens, Échiuriens.

▲ **Hermione hystrix** ***appartient à l'embranchement des Annélides, l'un des huit groupes de l'ancien phylum des « Vers ».***

▼ ***Les Plathelminthes comprennent des formes libres, comme cette planaire*** **(Prostheceraeus vittatus)** ***qui appartient à la classe des Turbellariés, mais aussi des parasites.***



H. Chaumeton - Jacana

LES PLATHELMINTHES

Embranchement des PLATHELMINTHES

Classe des TURBELLARIÉS

- ○ *ordre des Archoophores*
- ○ *ordre des Périlécitophores*
- ○ *ordre des Eulécitophores*
- ○ *ordre des Protriclades*
- ○ *ordre des Triclades*
- ○ *ordre des Polyclades*

Classe des TEMNOCÉPHALES

Classe des MONOGÈNES

- □ *Sous-classe des Monopisthocotylea*
- □ *Sous-classe des Polyopisthocotylea*

Classe des CESTODAIRES

- ○ *ordre des Amphilinidea*
- ○ *ordre des Gyrocotylidea*

Classe des CESTODES

- ○ *ordre des Haplobothrioidea*
- ○ *ordre des Pseudophyllidea*
- ○ *ordre des Tetrarhynchidea*
- ○ *ordre des Diphyllidea*
- ○ *ordre des Tetraphyllidea*
- ○ *ordre des Nippotaeniidea*
- ○ *ordre des Ichthyotaeniidea*
- ○ *ordre des Tetrabothridea*
- ○ *ordre des Cyclophyllidea*

Classe des TRÉMATODES

- □ *Sous-classe des Aspidogastres*
- □ *Sous-classe des Digenes*
  - — Super-ordre des Anepitheliocystidia
    - ○ *ordre des Strigeatoida*
    - ○ *ordre des Echinostomida*
  - — Super-ordre des Epitheliocystidia
    - ○ *ordre des Plagiorchiida*
    - ○ *ordre des Opisthorchiida*
- □ *Sous-classe des Didymozoides*

Les Plathelminthes ou Vers plats ont une symétrie bilatérale. Ils ne possèdent ni système circulatoire ni système respiratoire. La surface de leur corps est recouverte par un épiderme à cils vibratiles qui, chez les formes adultes parasitaires, est remplacé par une cuticule lisse ou épineuse. Le cœlome est absent (ce sont des acœlomates) et les espaces entre les divers organes sont remplis par un tissu conjonctif appelé parenchyme. La musculature est formée de couches de fibres transversales ou longitudinales sous l'épiderme ; le système nerveux est normalement situé dans le parenchyme. Les organes des sens existent chez les formes adultes non parasitaires, et parfois chez les stades larvaires de certaines formes parasites. L'appareil digestif, totalement absent chez les Cestodes, existe partiellement chez les Turbellariés Acœliens. Chez les Turbellariés, les échanges gazeux ont lieu par diffusion à travers la surface du corps ; chez les formes endoparasitaires, il y a une respiration anaérobie. Sauf de rares exceptions, les Plathelminthes sont hermaphrodites. La caractéristique de la majeure partie des Plathelminthes (exception faite des Acœles, des Polyclades et de quelques autres Turbellariés) est la séparation des gonades femelles en deux structures : les ovaires proprement dits et les glandes vitellogènes. Diverses espèces se reproduisent aussi de façon asexuée.

Les Plathelminthes sont divisés en six classes : Turbellariés, Temnocéphales, Monogènes, Cestodaires, Cestodes, Trématodes.

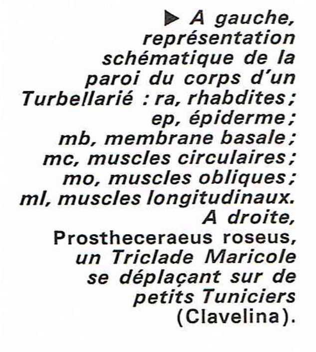
TURBELLARIÉS

Cette classe est considérée comme la plus primitive des Plathelminthes et comprend peu de parasites. Ses représentants vivent dans tous les milieux et se nourrissent de petites proies vivantes.

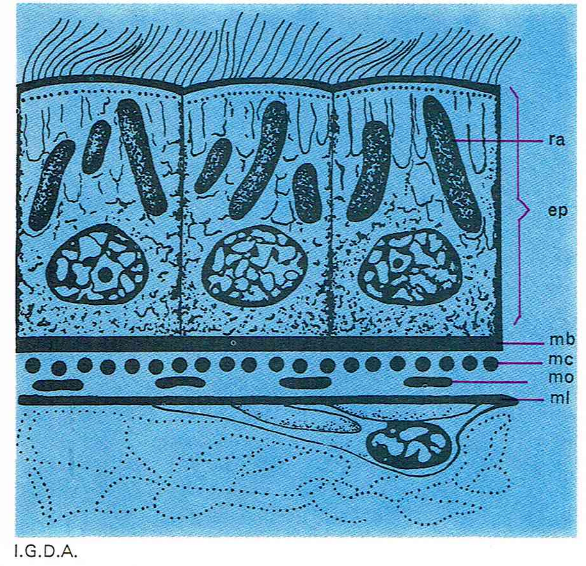
Organisation générale

Les Turbellariés sont en général de petite taille, leur longueur variant d'une fraction de millimètre à plusieurs centimètres. Leur corps présente une surface dorsale convexe fréquemment pigmentée et une surface ventrale aplatie. L'extrémité antérieure, qui est souvent séparée du reste du corps par un étranglement, porte toujours les organes des sens et parfois des tentacules.

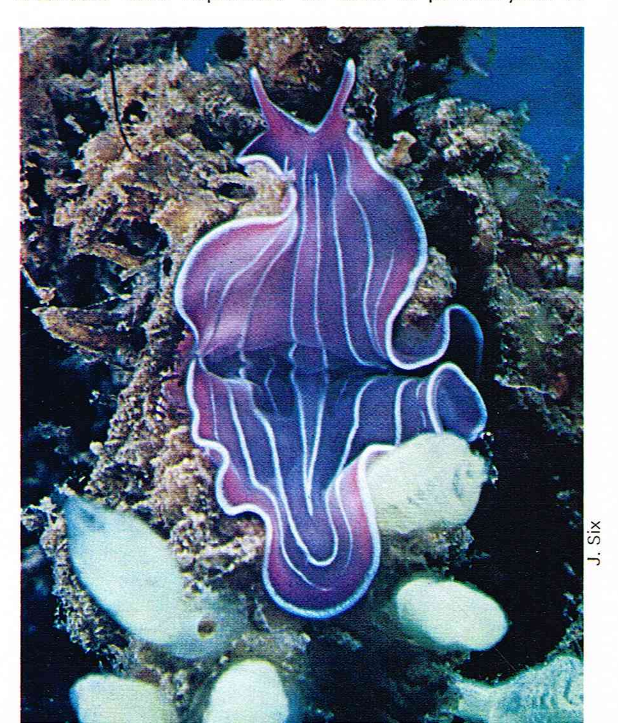
Paroi du corps. Le corps est recouvert, au moins partiellement et à l'état jeune, par un épiderme cilié, le plus souvent nucléé et garni de rhabdites (bâtonnets) constitués par des substances protéiques sulfurées combinées à du calcium, et sécrétées par des cellules glandulaires localisées dans l'épiderme ou dans le parenchyme. A



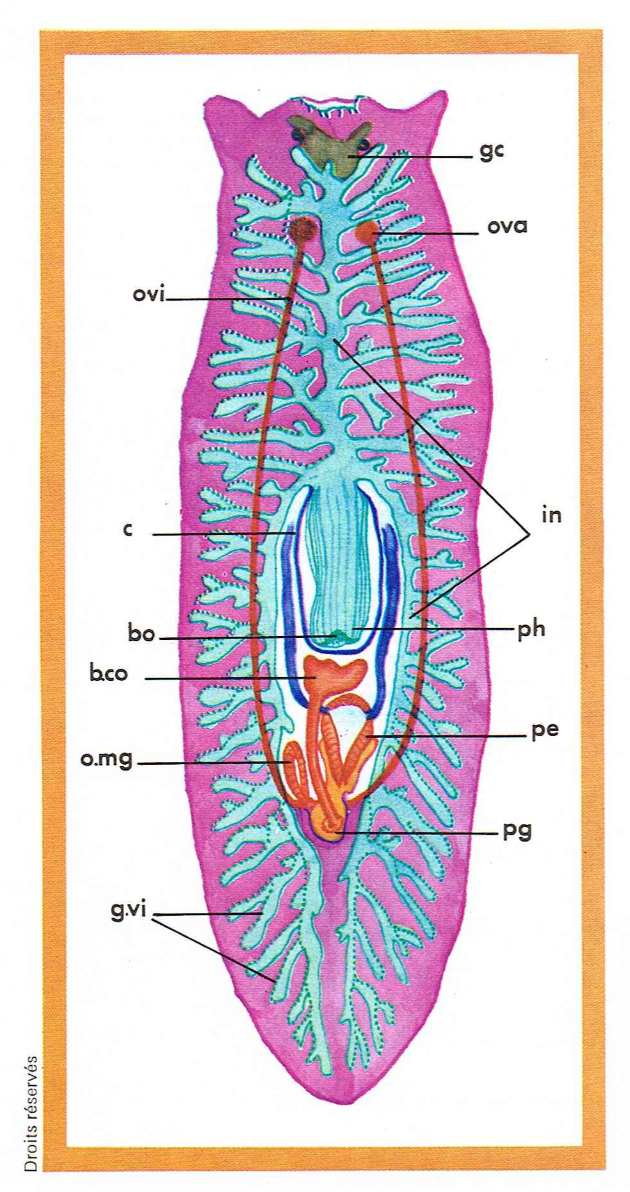
***▶ A gauche, représentation schématique de la paroi du corps d'un Turbellarié : ra, rhabdites ; ep, épiderme ; mb, membrane basale ; mc, muscles circulaires ; mo, muscles obliques ; ml, muscles longitudinaux. A droite,* Prostheceraeus roseus, *un Triclade Maricole se déplaçant sur de petits Tuniciers* (Clavelina).**



I.G.D.A.



J. Six



◀ *Schéma montrant l'organisation générale d'un Turbellarié; gc, ganglion cérébral; ova, ovaire; in, intestin; ph, pharynx; pe, pénis; pg, pore génital; ovi, oviducte; c, canal déférent; bo, bouche; b. co, bourse copulatrice; o. mg, organe musculo-glandulaire; g. vi, glande vitellogène.*

proximité des ganglions cérébraux se trouve une structure caractéristique, la glande frontale, dont la sécrétion aurait une fonction protectrice et serait également utilisée pour engluer les proies ou cimenter les œufs au substratum. Elle n'existe pas chez les Polyclades et chez les Triclades. Les couches musculaires immédiatement sous-jacentes à la membrane basale sont composées par des fibres circulaires, alors que la couche la plus interne est formée de fibres longitudinales. Des faisceaux de fibres en diagonale séparent les deux couches. Les Turbellariés possèdent de nombreux organes adhésifs de différents types, constitués par l'épiderme lui-même.

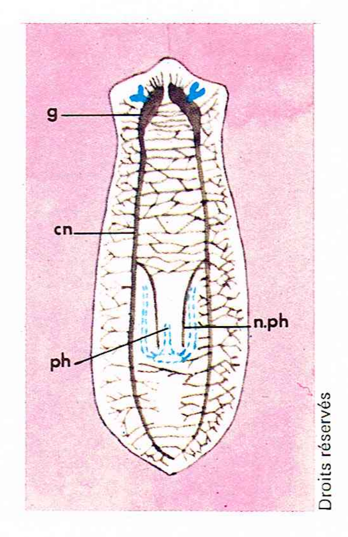
Parenchyme. Les organes sont entourés par un tissu conjonctif d'origine mésodermique. Les espaces intercellulaires sont remplis par un liquide interstitiel qui contient des grains de pigment. Il y a donc un système lymphatique ou vasculaire qui est rudimentaire, mais essentiel pour le transport des substances nutritives. Il existe aussi des cellules libres, arrondies, qui ont un rôle important dans les processus de régénération.

Système nerveux. Chez la majeure partie des espèces, le système nerveux est constitué par deux ganglions cérébraux, entourés par le parenchyme et réunis par une commissure transversale d'où partent des cordons nerveux longitudinaux, souvent réunis par une série de filaments annulaires. Les Turbellariés possèdent divers types d'organes sensoriels. Les plus élémentaires sont de simples cellules bipolaires munies de deux prolongements : le premier atteint la surface de l'épiderme, où il fait saillie avec une touffe de poils sensitifs, et le deuxième est en rapport avec le système nerveux. Les chimiorécepteurs qui donnent la possibilité à l'Animal de détecter la nourriture à distance sont habituellement limités à la région de la tête et constitués par des fossettes en forme de bouteille, creusées dans l'épiderme, et dont les bords sont couverts de cils. Le fond est tapissé de soies sensorielles. La perception de la lumière se fait par des photorécepteurs situés dans la partie céphalique et formés de fossettes tapissées à la base de cellules pigmentées photosensibles. Il n'y a pas de cristallin et l'Animal ne peut apprécier que l'orientation des rayons lumineux.

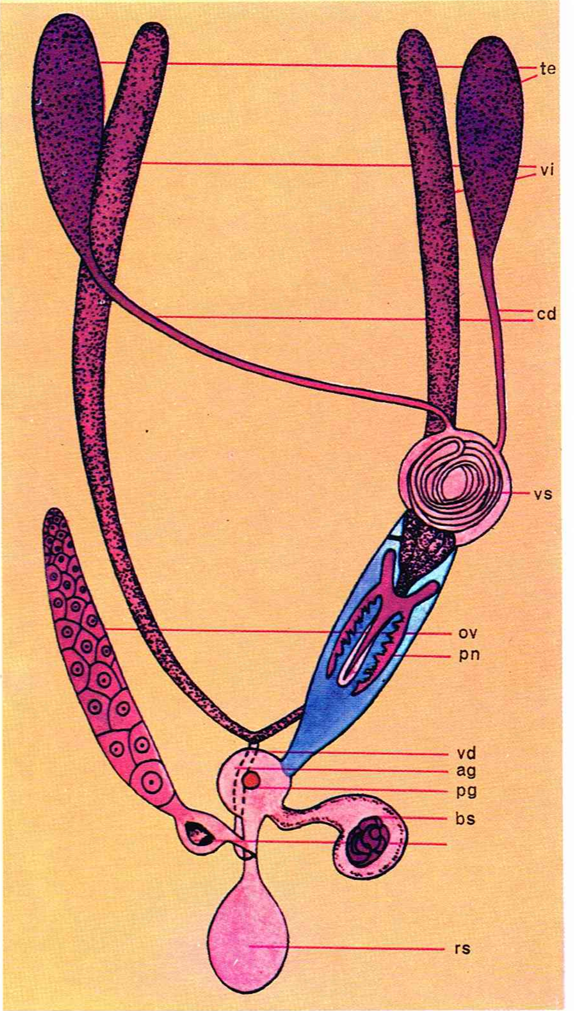
Appareil digestif. La bouche, de forme circulaire, habituellement ventrale, est pourvue de fibres musculaires circulaires et radiales. Le pharynx, musculeux, est normalement rétractable dans une poche pharyngienne. L'intestin peut être soit un simple sac allongé ou arrondi, soit un système tubulaire plus ou moins ramifié; il est absent chez les Acœliens. La digestion est en partie extracellulaire et en partie intracellulaire. Il n'y a pas d'ouverture anale.

Système excréteur. Il est composé par deux troncs latéraux qui s'ouvrent soit isolément, soit par un orifice commun situé en position postérieure, ou encore par plusieurs pores dorsaux (chez les Planaires). Dans les troncs débouchent des canaux de calibre plus petit, qui se ramifient dans le parenchyme. Les dernières ramifications se terminent par une cellule flamme munie de flagelles. Le système excréteur n'existe pas chez les Acœliens et est en général moins développé chez les formes marines que chez celles d'eau douce.

Appareil reproducteur. Les Turbellariés sont hermaphrodites, et chaque individu possède des organes mâles et femelles pleinement fonctionnels. Toutefois, certaines espèces de Triclades ont des sexes séparés. La morphologie de l'appareil mâle est complexe et présente de grandes différences dans les divers groupes. L'appareil génital mâle comprend un ou plusieurs testicules reliés aux canaux déférents. Ceux-ci sont réunis en un canal

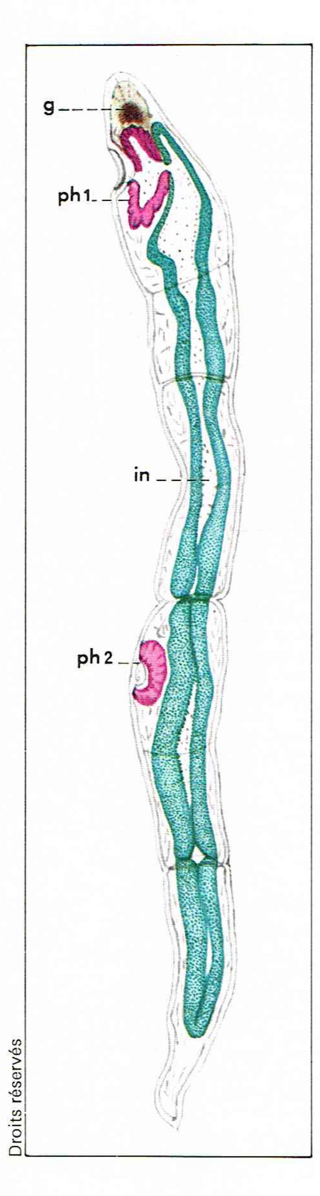


▲ *Représentation schématique du système nerveux d'un Turbellarié; n. ph, nerf pharyngien; ph, pharynx; cn, cordon nerveux; g, ganglion cérébral.*



I.G.D.A.

◀ *Appareil reproducteur d'un Turbellarié du genre* Dalyella : *te, testicules; vi, glandes vitellogènes; cd, canal déférent; vs, vésicule séminale; vp, vésicule prostatique; ov, ovaire; pn, papilles péniennes; vd, vitelloducte; ag, atrium génital; pg, pore génital; bs, bourse séminale; rs, réceptacle séminal, ut, utérus.*



▲ **Microstomum, *Turbellarié Archoophore dessiné ici de profil, se reproduit par scissiparité en donnant une chaîne d'individus (six sur ce schéma); g, ganglion cérébral; ph₁, pharynx primaire; ph₂, pharynx secondaire; in, intestin.***

unique ou séparés jusqu'à leur débouché dans une vésicule séminale où sont emmagasinés les spermatozoïdes. La vésicule se prolonge par le canal éjaculateur, qui traverse un organe à parois musculaires épaisses, le pénis, à la base duquel se trouvent des cellules glandulaires prostatiques qui débouchent dans le canal éjaculateur. Le pénis est contenu dans une cavité, la gaine mâle, qui communique avec un atrium où débouchent également les conduits ovovitellins. Il peut sortir à travers le gonopore. L'appareil génital femelle consiste en une paire d'ovaires prolongés par deux oviductes qui viennent déboucher dans l'atrium génital ou dans un oviducte commun. L'oviducte s'élargit en un réceptale séminal avant de déboucher dans l'atrium commun. Il existe également des glandes vitellogènes.

Reproduction

Reproduction sexuée. La fécondation interne est la règle chez les Turbellariés. Le pénis d'un individu est introduit dans le gonopore de l'autre, tandis qu'une sécrétion adhésive aide le processus copulateur. Les œufs sont généralement pondus dans un cocon sécrété par les glandes annexées à l'orifice des oviductes et qui peut être fixé au substratum directement ou par l'intermédiaire d'un pédoncule. La segmentation est de type spiral et le développement est direct. Chez certains Polyclades, en revanche, l'embryon se transforme d'abord en une larve ciliée pélagique dite de Müller, possédant huit lobes qui, après un certain temps de vie libre, sont réabsorbés; la larve tombe alors au fond et se transforme en un individu adulte.

Reproduction asexuée. Elle s'observe chez les Triclades et les Archoophores. Chez ces derniers, elle se fait par division transversale et le processus aboutit à la formation de chaînes d'individus. Chez les Triclades, la séparation est immédiate.

Régénération. Il s'agit là d'un phénomène très important chez les Turbellariés, qui aurait lieu aux dépens d'éléments du parenchyme restés indifférenciés.

Écologie

Les Turbellariés, connus dans tous les milieux, sont toutefois rares dans le plancton, surtout celui d'eau douce, et dans les grandes profondeurs marines. Les formes terrestres se rencontrent particulièrement dans les régions tropicales humides. Certaines espèces comme *Monocelis fusca* (Protriclades) ou *Procerodes ulvae* (Triclades), qui vivent dans la zone des marées, supportent de grands écarts de température et de salinité. Les Turbellariés dulçaquicoles peuvent se rencontrer aussi bien dans les étangs stagnants que dans les torrents et les rivières. Certaines espèces de Planaires, comme *Polycelis felina*, habitent essentiellement les eaux froides et courantes. Il existe des espèces sténothermes (exigeant une température constante du milieu) et d'autres eurythermes (peu sensibles aux variations thermiques; ainsi *Microstomum lineare* vit aussi bien dans les lacs alpins que dans les sources chaudes). Certaines espèces de Planaires croissent seulement dans les eaux souterraines : elles sont dépigmentées et le plus souvent aveugles. Certaines espèces de Turbellariés marins sont plutôt commensales que parasites. Les zoochlorelles et les zooxanthelles vivent en symbiose dans le parenchyme de nombreux Turbellariés et ont une certaine importance pour la nutrition de l'hôte.

SYSTÉMATIQUE

Les Turbellariés sont divisés en six ordres : Archoophores, Périlécitophores, Eulécitophores, Protriclades, Triclades et Polyclades.

Ordre des Archoophores

Cet ordre renferme une série peu homogène de groupes dont les caractères communs sont l'absence de vitellogènes différenciés et le fait que l'œuf est endolécithique. Ils sont généralement marins, mais certains groupes se rencontrent en eau douce.

Chez le groupe des *Acœliens*, la caractéristique fondamentale est l'absence d'intestin défini : la bouche s'ouvre, soit directement, soit par un pharynx dans une masse syncytiale qui se confond avec le parenchyme. L'appareil excréteur et les voies génitales femelles sont absents. Les Acœliens sont exclusivement marins; ils vivent sous les pierres, au milieu des Algues, et le plus souvent sur le fond vaseux de la zone littorale, jusqu'à une certaine profondeur. Diverses espèces du genre *Haplodiscus* sont pélagiques; *Convoluta*, commune dans la Méditerranée, héberge des zoochlorelles; *Amphiscolops sargassi* vit dans la mer des Sargasses.

Dans le groupe des *Macrostomiens*, les conduits génitaux femelles et les canaux excréteurs sont présents. Dans la famille des *Macrostomidés*, la reproduction est sexuée. Parmi eux, *Acanthomacrostomum spiculiferum*, qui vit sur les fonds sableux des côtes de Bretagne, est l'unique Turbellarié présentant un endosquelette constitué de spicules probablement calcaires. Dans la famille des *Microstomidés*, le genre *Microstomum* se reproduit par scissiparité. On le trouve en eau douce et en mer.

Ordre des Périlécitophores

Chez les individus de ce petit ordre, le vitellus est élaboré dans des cellules entourant chaque ovule, puis s'accole à lui. Le genre *Prorhynchus* est répandu dans les eaux douces et saumâtres.

Ordre des Eulécithophores

Cet ordre riche en espèces renferme maintenant les anciens Rhabdocœles. Les Eulécithophores vivent dans la mer et dans les eaux douces et saumâtres. Certaines espèces sont également terrestres. D'autres sont commensales sur divers Animaux. Enfin, certains genres deviennent des parasites internes de Mollusques et d'Échinodermes (*Fecampia* vit dans l'hémocœle des Crustacés). La caractéristique fondamentale de ce groupe est l'intestin en forme de sac, allongé, droit, sans ramifications. Les vitellogènes sont parfois fusionnés aux germigènes, mais produisent des cellules distinctes, non absorbées par l'ovule avant son développement. Les œufs sont réunis dans des cocons à enveloppe chitinoïde brunâtre, souvent pédonculés et operculés.

Ordre des Protriclades

Cet ordre, qui comprend une partie des anciens Allœocœles, a souvent été réuni aux Triclades. Il en diffère par un intestin plus simple, jamais complètement bifurqué en dessous du pharynx, et par des germigènes situés plus postérieurement. Ces Turbellariés ne dépassent guère 5 mm de longueur. Ils vivent dans les eaux douces *(Bothrioplana)* ou dans les eaux saumâtres *(Monocelis)*.

Ordre des Triclades

Les Triclades ou Planaires comprennent des espèces dont la longueur varie du millimètre à plusieurs centimètres. Ils ont généralement deux ocelles. Dépourvus de glande frontale, ils possèdent des organes tangorécepteurs (jouant probablement un rôle dans l'équilibration) et d'autres chimiorécepteurs. Ils sont caractérisés par leur intestin divisé en trois branches principales : une antérieure et deux postérieures. La bouche, située ventralement vers le milieu du corps, s'ouvre dans un pharynx plissé, habituellement cylindrique, prolongé par un intestin. L'appareil sexuel est constitué de deux ovaires, chacun étant réuni aux vitellogènes par un canal ovovitellin. De nombreux follicules testiculaires communiquent par des tubes avec deux conduits spermatiques qui, isolés ou réunis, se terminent dans un pénis musculeux.

Les Planaires sont divisées en trois sous-ordres. Les *Maricoles*, vivant sur le littoral, semblent être absentes des mers tropicales et subtropicales. *Procerodes lobata* se trouve très communément dans la Méditerranée. Les *Paludicoles* se rencontrent dans les eaux douces courantes ou stagnantes des zones tempérées, où les deux familles des *Planaridae* et *Dendrocoelidae* sont représentées. Les *Terricoles* peuplent surtout les sols humides des zones tropicales. *Bipalium javanicum* atteint 60 cm de long. En Europe vit *Rhynchodesmus terrestris*.

Ordre des Polyclades

Les Polyclades ont une forme aplatie, foliacée. Ils possèdent de nombreux ocelles et parfois des tentacules à l'extrémité antérieure. Leur taille varie de quelques millimètres à plusieurs centimètres. L'intestin est très ramifié. De nombreux ovaires et testicules sont épars dans les régions latérales du corps et les vitellogènes manquent. Les espèces, de grande taille, sont en général marines et la plupart d'entre elles sont benthiques. On observe en Méditerranée *Planocera* et *Thyzanozoon*.

TEMNOCÉPHALES

Ces Plathelminthes vivent en commensaux à la surface du corps ou dans la cavité branchiale de Crustacés et de Mollusques. Leur extrémité antérieure est pourvue de tentacules mobiles et l'extrémité postérieure porte un appareil adhésif en forme de ventouse (hapteur). Ils sont surtout répandus dans les régions tropicales et subtropicales. En Europe, *Scutariella* se rencontre sur des Crustacés cavernicoles.

MONOGÈNES

Les Monogènes sont des parasites. Leur cycle biologique ne comporte qu'un seul hôte (d'où leur nom).

Organisation générale

Les Monogènes sont souvent de petite taille, d'une fraction de millimètre à 30 mm de longueur. Leur extrémité postérieure est transformée en appareil de fixation, le hapteur, qui comporte soit une ventouse et des crochets, soit une série de pinces ou d'épines qui s'insèrent dans les tissus de l'hôte. La morphologie du hapteur a une grande importance pour la systématique. Le corps est recouvert par un épiderme syncytial. La musculature sous-tégumentaire est constituée par trois couches de fibres : une circulaire, une longitudinale et une oblique.

Le *système nerveux* consiste en une paire de ganglions cérébraux réunis dorsalement par une commissure transversale, d'où partent deux nerfs principaux, l'un dorso-latéral, l'autre ventral. Les ocelles (deux ou quatre lorsqu'ils existent) sont situés dorsalement dans la région antérieure. Des terminaisons nerveuses (soies sensorielles) se rencontrent sur toute la surface du corps.

Appareil digestif. La bouche, subterminale, s'ouvre ventralement. Elle peut être entourée par un entonnoir musculaire ou flanquée de deux ventouses. Le pharynx est musculeux et aspirateur, l'intestin est divisé en deux cæcums simples ou ramifiés.

L'*appareil excréteur* est constitué par deux pores antéro-dorsaux s'ouvrant chacun dans un canal cilié, lequel reçoit deux collecteurs principaux dont les ramifications aboutissent à des protonéphridies.

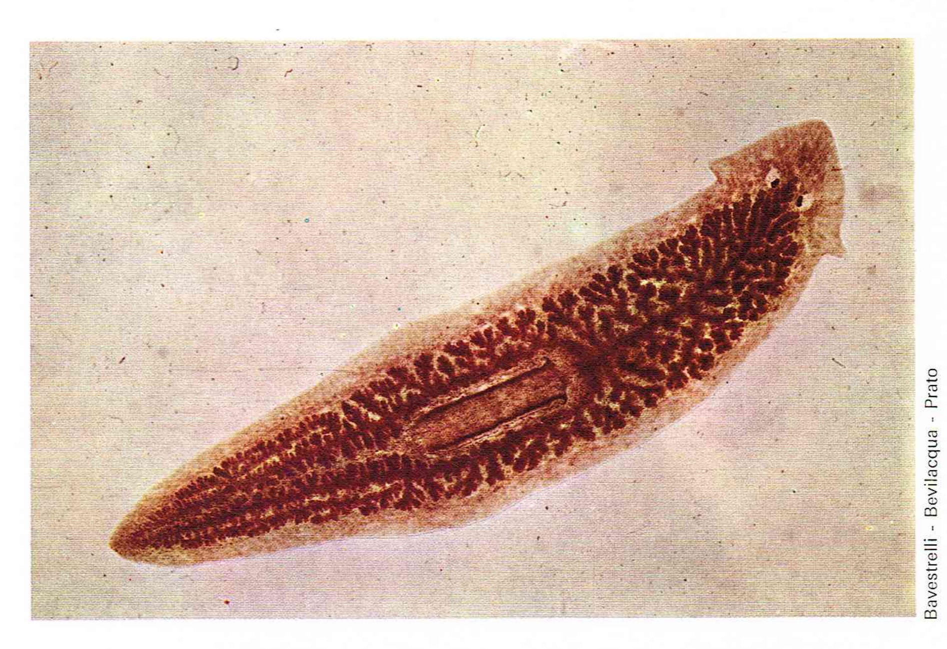
Appareil reproducteur. Les Monogènes sont hermaphrodites. L'appareil mâle comprend un nombre variable de testicules et un canal déférent qui débouche dans un organe copulateur parfois pourvu de pièces sclérifiées. L'appareil femelle est composé d'un ovaire et d'un ootype. Les glandes vitellogènes sont toujours très développées.

Cycle biologique

Des œufs à opercule éclosent, en général, des larves ciliées, qui nagent à la recherche de leur hôte. Les larves possèdent un hapteur circulaire armé de crochets et des glandes céphaliques qui permettent l'adhésion au substratum ; leur tube digestif est déjà bien développé. Sur la tête se trouvent des taches oculaires de forme et de dimension variables. Les larves deviennent adultes après la fixation sur l'hôte.

Écologie

La majorité des Monogènes s'attache à la surface du corps ou sur les branchies de Poissons marins ou dulçaquicoles. Certains vivent dans la vessie d'Amphibiens



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *Chez ce Turbellarié, on peut observer par transparence les structures internes, notamment les diverticules de l'intestin et le pharynx au centre.*



G.S. Giacomelli



◄ Thyzanozoon, *un Turbellarié Polyclade commun en Méditerranée (vue dorsale).*

▼ *A gauche,* Thyzanozoon *en vue ventrale ; à droite, œufs de* Thyzanozoon.



G.S. Giacomelli



G.S. Giacomelli

ou dans la cavité buccale des Tortues palustres. Ils se nourrissent de sang ou de cellules épithéliales. En grand nombre, ils peuvent provoquer de graves lésions des branchies des Poissons et même tuer les jeunes individus.

SYSTÉMATIQUE

Les Monogènes sont divisés en deux sous-classes, selon la morphologie du hapteur. Chez les *Monopisthocotylea,* le hapteur est simple, circulaire et pourvu de crochets en nombre variable. Le genre *Gyrodactylus* est représenté par des espèces vivipares accrochées aux branchies des Cyprinidés. L'œuf se développe dans l'utérus, et les jeunes individus ont toutes les caractéristiques des adultes. Pendant le développement utérin apparaît précocement un deuxième embryon à l'intérieur du premier, un troisième à l'intérieur du deuxième, puis un quatrième à l'intérieur du troisième. Quand le premier embryon a fini son développement, il naît en portant à l'intérieur l'autre embryon, et il se fixe directement aux branchies du Poisson servant d'hôte.

Chez les *Polyopisthocotylea,* le hapteur porte de nombreux organes de fixation en forme de ventouses ou de pinces munies de pièces sclérifiées. *Polystoma integerrimum (Polyopisthocotylea)* vit en Europe dans la vessie de la grenouille rousse *(Rana temporaria).* Il pond au printemps en même temps que son hôte. Les œufs sont expulsés avec l'urine et leur développement se poursuit dans l'eau. La larve ciliée qui en sort s'attache aux branchies d'un têtard; là, elle perd son revêtement cilié et le hapteur se transforme en six ventouses typiques. Lorsque le têtard se métamorphose, le parasite quitte la branchie et passe dans la vessie, où il termine son développement; en général, il atteint la maturité sexuelle en trois ans en même temps que la grenouille. Lorsque la larve ciliée s'attache aux branchies d'un très jeune têtard, elle se transforme, atteint très rapidement (trois semaines) la maturité sexuelle et pond (formes néoténiques). Les larves issues de ces œufs sont identiques aux précédentes et s'attachent aux branchies des têtards; en général, elles migrent dans la vessie, où elles donnent des adultes. Par contre, lors de la métamorphose du têtard, les néoténiques ne gagnent pas la vessie et disparaissent avec les branchies. Un cas curieux est celui des *Diplozoon.* Ce sont des parasites branchiaux de divers Cyprinidés. Il faut deux individus soudés en X et en copulation croisée permanente pour former une espèce capable de se reproduire, qui donnera une larve fixée sur la branchie du Poisson; celle-ci se transformera en post-larve appelée diporpa, qui ne pourra poursuivre son développement que par accolement avec une autre diporpa.

▶ **Capsala pelamydis,** *un Monogène; on peut remarquer l'extrémité postérieure tranformée en organe de fixation, le hapteur; les organes sont bien visibles, en particulier les glandes vitellogènes colorées en brun foncé.*

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

CESTODAIRES

Ce sont des Plathelminthes hermaphrodites qui vivent dans l'intestin ou dans la cavité générale des Poissons. Leur corps est foliacé, non segmenté, sans appareil digestif. On distingue deux ordres : les Amphilinidea et les Gyrocotylidea.

Ordre des Amphilinidea

Ces Animaux ont un corps aplati, foliacé, dépourvu de scolex et dont l'extrémité antérieure possède une trompe rétractile. La larve, connue sous le nom de lycophore, possède cinq paires de petits crochets situés au pôle postérieur du corps. Dans la partie antérieure débouchent les grosses glandes unicellulaires qui occupent presque tout le corps de la larve. Les *Amphilinidea* vivent à l'état adulte dans la cavité cœlomique de Poissons et de tortues palustres. *Amphilina foliacea* est à l'état adulte parasite de l'esturgeon; sa larve ne sort pas de sa coquille tant qu'elle n'a pas été ingérée par l'hôte intermédiaire, qui est un Crustacé amphipode du genre *Gammarus* ou *Corophium.* Quand le Crustacé est absorbé par le Poisson, la larve passe dans le cœlome de ce dernier et atteint sa maturité sexuelle.

Ordre des Gyrocotylidea

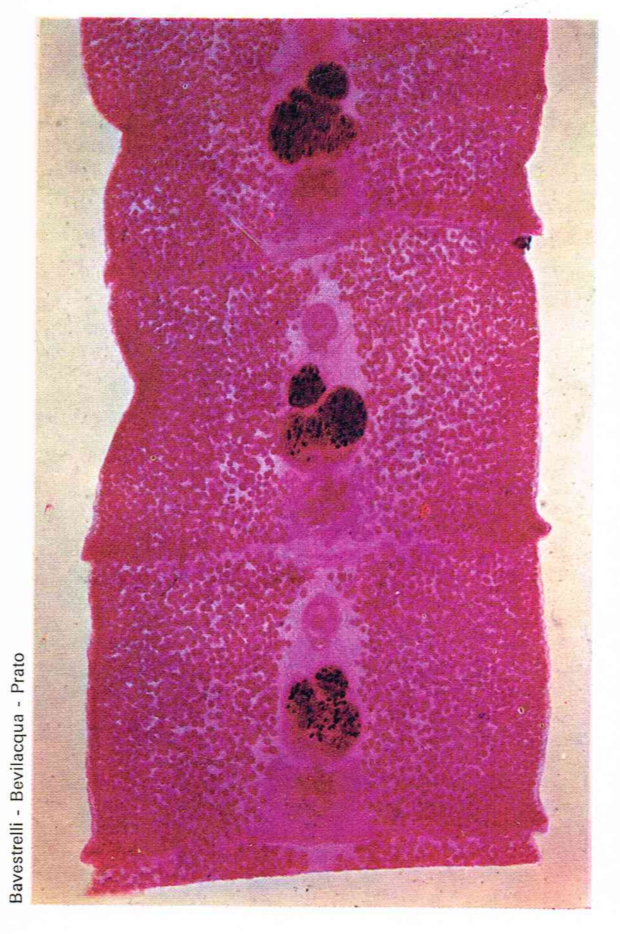
Ces Animaux sont aplatis et allongés; leur extrémité postérieure se termine par un entonnoir musculaire à bords plus ou moins plissés utilisé pour l'adhésion. La partie antérieure porte une trompe qui semble servir de ventouse. La larve est très semblable à celle des Amphilinidea. Adultes, ce sont des parasites de l'intestin des Poissons Holocéphales. Les espèces du genre *Gyrocotyle* ne semblent pas avoir besoin d'un hôte intermédiaire.

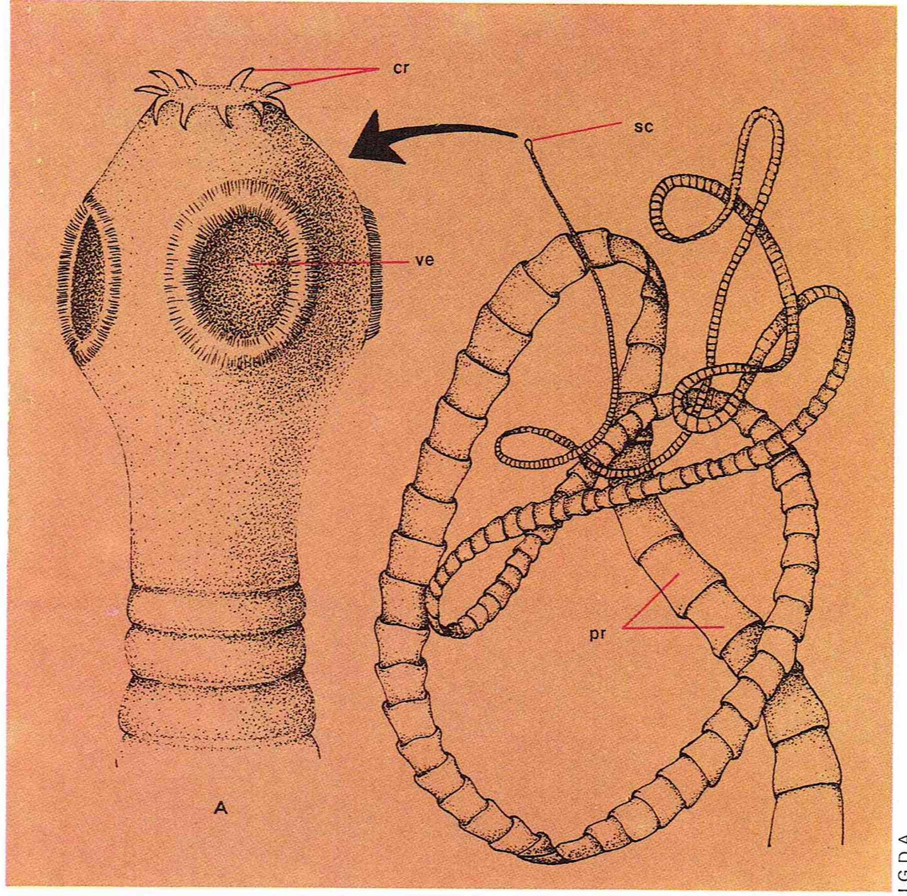
CESTODA

La classe des Cestodes est formée d'individus exclusivement endoparasites et dépourvus de système digestif à tous les stades de leur développement.

Organisation générale

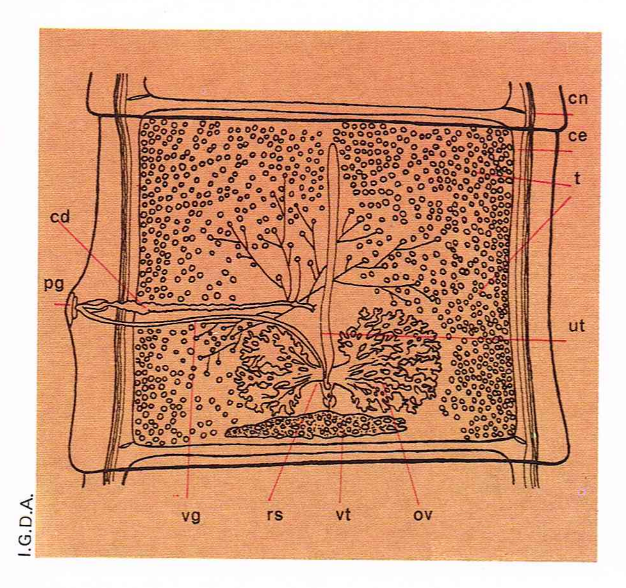
Le nom de Cestode dérive du mot grec κεστός, qui signifie ruban; en effet, le corps de ces Animaux apparaît comme un ruban long et aplati, de couleur blanche ou jaunâtre. L'extrémité antérieure est appelée scolex. La morphologie du scolex est très variable et a une grande importance systématique. On en distingue trois types fondamentaux : chez le type pseudophyllien, le scolex porte deux dépressions (une dorsale et une ventrale) appelées pseudobothridies; chez le type tétrarhynchide-diphyllidien, le scolex est muni de quatre pseudobothridies, en forme de cuiller, très mobiles et revêtues de petites épines. Chez le type tétra-cyclophyllidien, le scolex montre quatre bothridies ou ventouses, très mobiles et plus ou moins foliacées. Chez de nombreuses espèces, il peut y avoir au sommet du scolex une couronne de crochets chitineux : le rostellum ou rostre, grâce auquel l'Animal s'attache fermement à la paroi intestinale. Le col, région immédiatement sous-jacente au scolex, est segmenté et peut avoir une longueur variable. Viennent ensuite une chaîne de segments, les proglottis, qui se forment par strobilation de la région du col, appelée aussi zone de croissance; ceux qui sont les plus proches du col sont donc les plus jeunes. L'appareil reproducteur contenu dans chaque proglottis se développe graduellement, et, par conséquent, les derniers proglottis sont ceux qui sont sexuellement mûrs.





▲ ***A gauche, préparation microscopique de*** **Taenia** ***montrant trois segments ou proglottis; les nombreux testicules colorés en violet sont bien visibles. A droite, représentation d'un*** **Taenia*****; en A, détail du scolex; cr, crochets; ve, ventouse; sc, scolex; pr, proglottis.***

Paroi du corps. L'individu adulte est recouvert par une cuticule transparente, dont l'épaisseur peut varier selon les espèces; elle est constituée de deux couches, l'extérieure étant souvent pourvue de papilles, de soies et de piquants. Il n'y a pas de pores ou de canalicules, et le passage de l'eau ou des substances en solution se fait par osmose. La cuticule repose sur une membrane basale, elle aussi constituée par deux couches, l'une extérieure, qui contient des granules et des vacuoles, l'autre sous-jacente, dans laquelle se trouvent les corps cellulaires. Au-dessous de la membrane basale se trouve une couche de fibres musculaires circulaires externes et longitudinales internes qui sont traversées par les prolongements des cellules sous-cuticulaires. Les fibres longitudinales sont liées aux ventouses et leur fonction est surtout de maintenir l'Animal en état de contraction, afin de résister aux mouvements péristaltiques de l'intestin de l'hôte qui tente de les expulser.



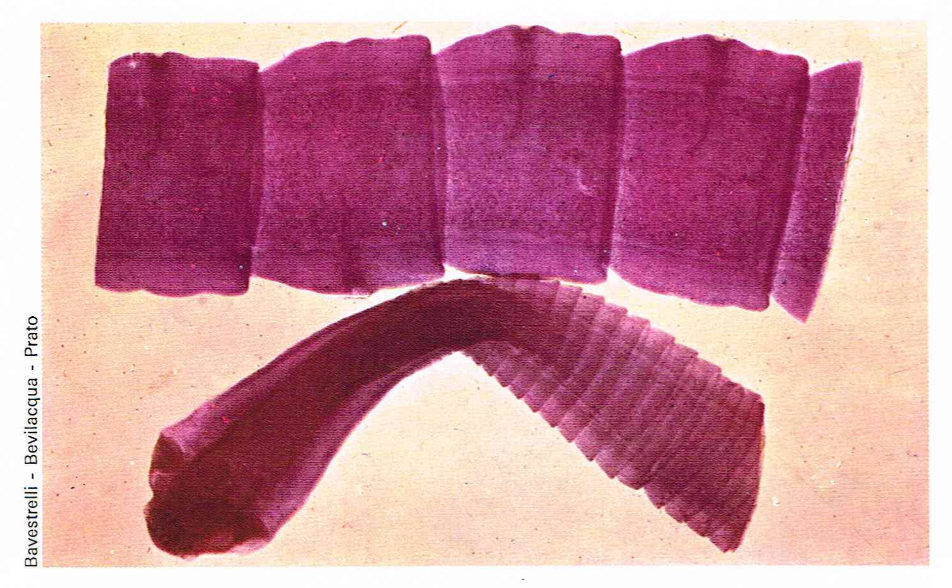
◀ ***Schéma d'un proglottis de*** **Taenia saginata** **:** ***cn, cordon nerveux; ce, canal excréteur; t, testicules; ut, utérus; ov, ovaire; vt, vitellogène; rs, réceptacle séminal; vg, vagin; pg, pore génital; cd, canal déférent.***

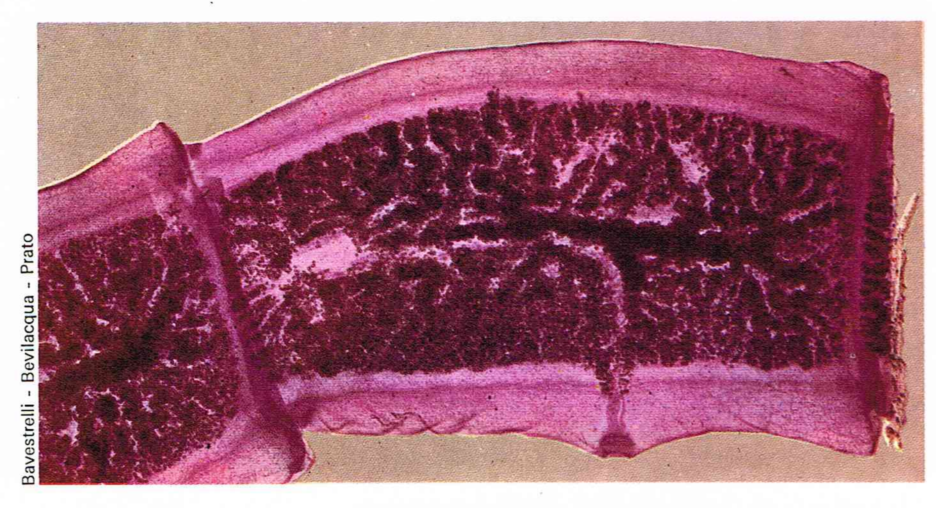
Parenchyme. Les organes de ces « Vers » sont mêlés à un tissu spongieux, dont la véritable nature n'est pas bien connue. Il s'agit probablement d'un syncytium formé par les anastomoses de cellules mésenchymateuses ramifiées. On trouve à l'intérieur du parenchyme les cellules sous-cuticulaires. Chez la plupart des Cestodes, on observe en outre, éparses dans le parenchyme, des cellules sphéroïdales possédant chacune un gros noyau. Des particules ovoïdes composées de couches concentriques de phosphate et de carbonate de calcium et de magnésium et appelées corpuscules calcaires s'y trouvent également; leur fonction serait de neutraliser les acides des sucs digestifs de l'hôte.

Alimentation. L'absorption de la nourriture se fait par toute la surface du corps. Les aliments sont des produits de la digestion de l'hôte, comme le glucose et les acides aminés, lesquels sont absorbés par diffusion, à travers la cuticule, qui est donc une membrane sélective. Les réserves de nourriture des Cestodes consistent surtout en glycogène et en diverses substances lipidiques, telles que des lécithines, du cholestérol, des cérébrosides, et des acides gras, qui s'accumulent dans les cellules du parenchyme. Le glycogène, principale source d'énergie de ces Animaux, est utilisé dans la respiration anoxybiotique (qui s'effectue sans oxygène) ; il y a une fermentation aux dépens du glycogène, lequel donne finalement de l'anhydride carbonique et des acides gras qui, se combinant à de la glycérine, forment des matières grasses (glycérides). Pendant les périodes où l'hôte ne se nourrit pas, la réserve en glycogène du Cestode diminue rapidement.

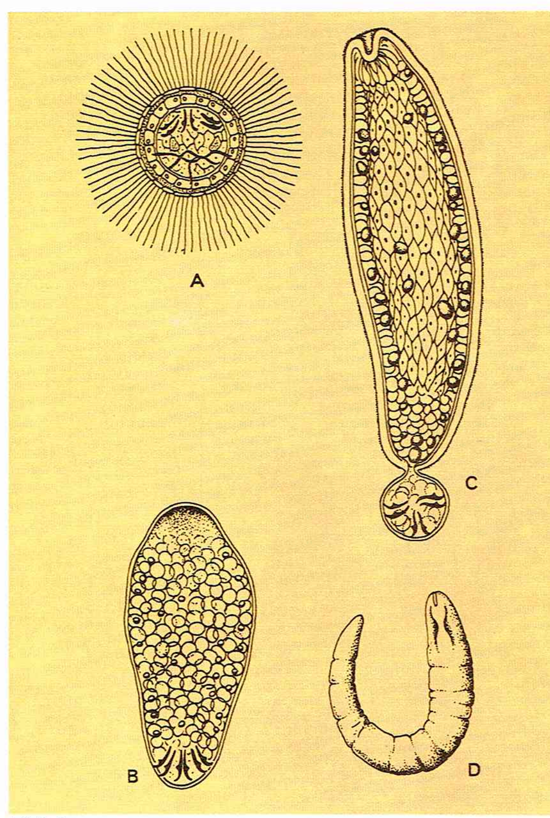
Le *système nerveux.* A l'intérieur du scolex se trouvent toujours deux masses ganglionnaires, réunies par des commissures d'où partent des cordons nerveux antérieurs qui innervent les organes de fixation et deux gros cordons nerveux longitudinaux qui courent latéralement tout le long de l'animal. Il n'y a pas d'organes des sens, et les terminaisons nerveuses libres se rendent dans la cuticule, où se différencient souvent des fossettes ou des papilles sensorielles.

L'*appareil excréteur* est, comme chez les autres Plathelminthes, formé de protonéphridies typiques, avec des cellules « flamme ». Les capillaires qui en proviennent





▲ **Taenia pisiformis;** ***en haut, proglottis immatures et scolex suivi de jeunes proglottis; en bas, proglottis à maturité.***



▶ ***Cycle de développement d'un bothriocéphale, appartenant à l'ordre des Pseudophyllidea A, coracidium; B et C, procercoïde; D, plérocercoïde.***

I.G.D.A.

débouchent dans les canaux excréteurs longitudinaux, au nombre de quatre : une paire dorsale et une autre ventrale. Seuls les canaux ventraux s'ouvrent à l'extérieur dans le dernier anneau, alors que les canaux dorsaux s'arrêtent dès le début des proglottis mûrs.

Appareil reproducteur : les Cestodes sont tous hermaphrodites. Chaque proglottis contient les appareils mâle et femelle. L'appareil mâle est constitué par des testicules souvent nombreux et de forme sphérique. Il y en a généralement une ou deux rangées horizontales, dans le parenchyme, entre les fibres musculaires longitudinales. A chaque testicule fait suite un canal déférent, qui débouche dans le spermiducte. Dans sa partie terminale, celui-ci prend le nom de canal éjaculateur et se termine par un pénis érectile qui porte des crochets pour la copulation. Le canal éjaculateur est contenu dans un organe musculeux, ou poche du cirre, dont la partie terminale, qui débouche dans l'atrium génital, contient le cirre, qui peut se dévaginer. L'appareil femelle est constitué par un ovaire, des vitellogènes, un ootype, un utérus et un vagin qui débouche dans l'atrium génital commun. A proximité de l'ovaire, le vagin s'élargit et forme le réceptacle séminal, dans lequel s'accumulent les spermatozoïdes. L'ovaire se trouve dans le parenchyme et consiste en deux corps lobulés réunis par un mince pont d'où part l'oviducte, qui, après avoir reçu le canal vitellin et le vagin, s'élargit en formant l'ootype. Celui-ci est un petit organe ovoïdal, à parois musculeuses, entouré par des cellules glandulaires, dites de Mehlis, qui y déversent leur sécrétion. On a considéré d'abord que la sécrétion de ces glandes formait la coquille de l'œuf, mais on a observé que celle-ci est constituée par la coalescence de grains contenus dans les cellules vitellines qui entourent la cellule-œuf. Il semble plutôt que la fonction de la glande de Mehlis soit de réunir par sa sécrétion les cellules vitellines à la cellule-œuf jusqu'à ce que la coquille se soit formée.

Cycle biologique

Les œufs fécondés s'accumulent dans l'utérus, qui, chez la plupart des Cestodes, est en cul-de-sac. Les œufs sortent donc extérieurement lorsqu'un proglottis se détache. Par contre, chez les Pseudophyllidea, il existe un pore utérin. Les œufs descendent des ovaires dans l'oviducte, sont fécondés par les spermatozoïdes provenant du réceptacle séminal et sont entourés par les cellules vitellines. Dans l'ootype, chaque cellule-œuf ainsi que de nombreuses cellules vitellines sont incluses dans une capsule formée par cet organe; puis les œufs encapsulés passent dans l'utérus. Chez les Cestodes, il y a généralement autofécondation. Le mode le plus fréquent consiste en l'introduction du pénis dans le vagin du même proglottis ou bien dans l'union de différents proglottis d'un même strobile. Dans le second cas, lorsque le strobile se replie, les proglottis les plus jeunes, en phase mâle, viennent en contact avec les plus anciens, situés plus postérieurement et qui sont alors en phase femelle.

Développement embryonnaire. L'œuf fécondé se scinde en blastomères et aboutit à la formation d'un embryon sphérique, appelé embryon hexacanthe ou oncosphère et armé de trois paires de crochets. Du point de vue biologique, on peut distinguer deux catégories d'œufs. Dans la première, l'œuf quitte l'intestin de l'hôte avant que l'embryon ne soit complètement formé et il doit subir une période d'incubation dans le milieu extérieur. Dans la seconde, l'embryon est complètement développé dans l'utérus avant son expulsion.

Le *cycle de développement* est surtout connu chez les Pseudophyllidea et les Cyclophyllidea dont nous parlerons ici. Habituellement, les Pseudophyllidea ont besoin de deux hôtes intermédiaires : le premier est un Crustacé, alors que le second est un Poisson ou un autre Vertébré. Chez les Cyclophyllidea, il y a presque toujours un seul hôte intermédiaire, qui peut être un Invertébré ou un Vertébré. Les larves des Cestodes ne pénètrent pas activement chez l'hôte, mais sont ingérées par lui.

Chez les Pseudophyllidea, le coracidium (oncosphère et embryophore cilié) éclôt dans le milieu extérieur puis est ingéré par l'hôte intermédiaire, presque toujours un Copépode, et se porte dans la cavité cœlomique ou dans un organe quelconque; là, il se développe pour donner

le second stade larvaire qui est appelé procercoïde. Le procercoïde ne peut pas continuer à croître si le premier hôte n'est pas ingéré par un Vertébré, qui représente ainsi le second hôte intermédiaire. Arrivé dans l'intestin, le procercoïde, grâce à la sécrétion des glandes frontales qui détruisent les tissus, traverse la paroi intestinale, atteint le cœlome, et peut pénétrer selon les espèces dans le foie, dans la rate, dans le tissu sous-cutané, dans les muscles. Il se transforme alors en plérocercoïde, qui s'allonge et donne naissance au scolex et aux organes typiques de l'espèce. La cuticule s'épaissit, l'appareil excréteur et le système nerveux se développent, et la larve se transforme en un jeune Cestode qui, s'étant enkysté dans les tissus du second hôte intermédiaire, ne se développe pas tant que l'hôte n'est pas mangé par le troisième hôte, qui est définitif. Une fois parvenu dans l'intestin de ce dernier, le parasite se fixe à la muqueuse et la strobilation commence. Le cycle recommence par l'émission des œufs.

Chez les Cyclophyllidea, l'oncosphère se transforme en une vésicule qui, selon les espèces, peut être un cysticercoïde ou un cysticerque. Lors de la formation du cysticercoïde, la vésicule s'élargit, s'allonge et une cavité centrale se creuse alors qu'en un point de la paroi s'effectue une invagination qui donnera naissance au scolex. La partie postérieure prend l'aspect d'une queue qui conserve les crochets de l'oncosphère plus ou moins longtemps. La larve de type cysticercoïde se développe presque toujours chez un Invertébré. Le cysticerque dérive d'une oncosphère qui s'élargit jusqu'à se transformer en une vésicule emplie de liquide, avec une paroi composée d'une cuticule externe et d'une couche interne mésenchymateuse. La paroi interne s'épaissit en un point et s'invagine dans la vésicule ; à sa base et à l'intérieur se différencie le scolex. Le cysticerque se développe chez un Vertébré supérieur. Quand les viscères infestés sont ingérés par l'hôte définitif, le scolex sort en prenant la forme caractéristique de l'adulte, s'attache à la paroi intestinale et commence à subir la strobilation. Chez certaines espèces, durant le stade vésiculaire du cysticercoïde ou du cysticerque, il peut y avoir formation de nouveaux cysticercoïdes ou de nouveaux cysticerques par bourgeonnement.

SYSTÉMATIQUE

On reconnaît actuellement neuf ordres chez les Cestodes : les Haplobothrioidea, Pseudophyllidea, Tetrarhynchidea, Diphyllidea, Tetraphyllidea, Nippotaeniidea, Ichthyotaeniidea, Tetrabothridea et Cyclophyllidea.

Ordre des Haplobothrioidea

Les Haplobothrioïdes sont facilement reconnaissables, car ils possèdent quatre trompes épineuses et rétractiles. Ces Animaux de petite taille vivent, à l'état adulte, dans la valvule spirale des Sélaciens.

Ordre des Pseudophyllidea

Le scolex est de type pseudophyllidien. La limite entre le scolex et les proglottis n'est pas bien nette et souvent on ne distingue pas la région du col. *Diphyllobothrium latum*, dont le nom vulgaire est bothriocéphale, est le plus long des Cestodes parasites de l'homme. Son hôte définitif est l'homme ou un carnivore comme le chien, le chat ou la loutre. Son scolex en forme de massue, avec deux bothridies, est suivi par un long cou fin. L'individu adulte peut atteindre jusqu'à 10 m de longueur et avoir trois mille à quatre mille proglottis. Le bothriocéphale adulte vit dans l'intestin ; l'œuf fécondé est expulsé avec les fèces et donne naissance à l'oncosphère ciliée, qui est ingérée par un Copépode d'eau douce *(Cyclops* ou *Diaptomus)*, dans la cavité cœlomique duquel il se transforme en larve procercoïde. Si un Poisson d'eau douce ingère ce Copépode infesté, la larve procercoïde se développe en un plérocercoïde qui, passant à travers la paroi intestinale de l'hôte, va dans ses muscles où il s'enkyste. L'homme s'infeste en mangeant des Poissons parasités mal cuits. La larve arrive dans l'intestin, se fixe à la muqueuse et commence sa strobilation. Dans certains cas, la présence de ce parasite dans l'intestin ne provoque pas de maladie grave ; dans d'autres cas, cependant, il provoque l'anémie bothriocéphalique, très dangereuse, qui peut même aboutir à la mort.


Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *Cysticerque de* **Taenia serrata.**

Ordre des Tetrarhynchidea

Les Tetrarhynchidea ont un scolex caractérisé par quatre trompes rétractiles ornées de crochets. Ce sont des parasites exclusifs de Sélaciens et leur cycle évolutif se fait probablement avec deux hôtes intermédiaires.

Ordre des Diphyllidea

Le scolex présente un rostre très mobile et deux pseudobothridies portées chacune par un pédoncule armé d'épines. Les proglottis, au nombre d'une vingtaine environ ont des pores sexuels médians. Les Diphyllidiens parasitent l'intestin des Sélaciens et leur hôte intermédiaire est représenté par un Crustacé ou un Mollusque marin.

Ordre des Tetraphyllidea

Le scolex est pourvu de quatre bothridies de forme très variable. Le cycle des Tétraphyllidiens n'est pas encore bien connu ; il y a probablement deux hôtes intermédiaires et les adultes sont parasites de Poissons Sélaciens.

Ordre des Nippotaeniidea

Le scolex est muni d'une seule ventouse terminale. Ce sont des parasites de Téléostéens d'eau douce et le cycle évolutif comporte un hôte intermédiaire.

Ordre des Ichthyotaeniidea

Le scolex est armé ou inerme et muni de quatre ventouses musculaires. Ce sont des parasites de Poissons d'eau douce, d'Amphibiens et de Reptiles. Le cycle évolutif ne possède qu'un seul hôte intermédiaire.

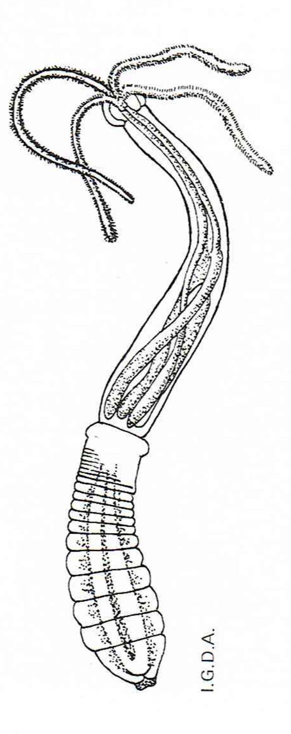
Ordre des Tetrabothridea

Le scolex porte quatre ventouses présentant des appendices auriculaires. Ces Cestodes sont parasites de Cétacés, de Pinnipèdes et d'Oiseaux marins. Leur cycle évolutif est inconnu.

Ordre des Cyclophyllidea

Le scolex présente un rostre volumineux armé de deux et parfois trois couronnes de crochets, et quatre ventouses profondes situées symétriquement par rapport à sa circonférence. La longueur des Cyclophyllidiens est

▼ *Chez* **Tetrarhynchus longicollis,** *le scolex est pourvu de quatre trompes munies de crochets.*


I.G.D.A.



Nuridsany - Reichert

▲ *Les Cestodes sont des endoparasites ; certains* Taenia *se fixent à la paroi intestinale de leur hôte, grâce à leurs crochets.*

▼ *Scolex et proglottis de deux espèces de* Taenia ; *en A et C,* Taenia solium, *muni de ventouses et de crochets chitineux ; en B et D,* Taenia saginata, *qui porte quatre ventouses proéminentes.*

I.G.D.A.

très variable ; ils ont généralement de quelques millimètres à 20 ou 30 cm, mais il est des espèces mesurant jusqu'à 10 m, avec des strobiles composés de centaines de proglottis. Les œufs, faute de pore utérin, atteignent l'extérieur seulement après le détachement des proglottis. Ce sont des parasites de Reptiles, d'Oiseaux et de Mammifères dont le cycle évolutif se fait avec un seul hôte intermédiaire (Arthropode, Mollusque ou Vertébré).

Dipylidium caninum vit à l'âge adulte dans l'intestin du chien ou du chat, et, exceptionnellement, de l'homme. Il possède un scolex à rostre rétractile. L'hôte intermédiaire est une puce qui ingère l'œuf lorsqu'elle est encore une larve. Les embryons de *Dipylidium,* après avoir traversé la paroi intestinale de l'Insecte, pénètrent dans sa cavité cœlomique et continuent à se développer, atteignant le stade de cysticercoïde quand la puce est devenue adulte. L'hôte définitif s'infeste en ingérant ces Insectes ; chez l'homme, cela se produit rarement et a lieu surtout chez les enfants, qui, vivant trop en contact avec les chiens dans des endroits manquant d'hygiène, peuvent ingérer accidentellement les puces qui tombent dans leurs aliments.

Hymenolepis nana est le plus petit ténia parasite de l'homme. Il mesure de 10 à 25 mm et compte une vingtaine de proglottis. Le scolex porte un rostre rétractile. Le cycle de ce Cestode diffère des autres, car il n'y a pas normalement d'hôte intermédiaire ; il parasite habituellement le rat.

Les parasites typiques de l'homme sont *Taenia saginata* et *Taenia solium,* appelés aussi « Vers solitaires ». *T. saginata,* qui peut présenter jusqu'à plus de deux mille proglottis, a un scolex dépourvu de rostellum, mais avec quatre ventouses gonflées et proéminentes ; il n'y a pas de crochets, et ce Cestode est appelé pour cela ténia inerme. Il vit dans l'intestin grêle de l'homme, qui en est l'hôte définitif. Les proglottis chargés d'œufs en cours de développement sont émis avec les fèces et, arrivés à l'extérieur, s'ouvrent en libérant les œufs ; ceux-ci donnent des oncosphères. L'hôte intermédiaire est un Ruminant, généralement le bœuf, qui s'infeste en mangeant des herbes souillées. Les oncosphères, après avoir traversé la paroi de l'intestin, vont s'enkyster dans les muscles, et l'homme s'infeste en mangeant la viande crue ou peu cuite. *T. solium,* appelé aussi ténia armé, car il possède quatre ventouses ainsi qu'un rostellum avec une double couronne de crochets chitineux, peut avoir jusqu'à mille proglottis. Cette espèce a aussi l'homme comme hôte définitif ; l'hôte intermédiaire est le porc, dans les muscles duquel s'enkystent les cysticerques (porc ladre). La présence de ces deux ténias dans l'intestin provoque chez l'homme des troubles digestifs et nerveux, de la faiblesse et de l'amaigrissement, par suite de l'action soustractive et irritante du parasite. *T. multiceps* est adulte chez le chien. L'hôte intermédiaire est un herbivore, généralement le mouton. La larve, appelée cénure, atteint la taille d'un œuf de poule et se localise dans les centres nerveux de l'Animal parasité et elle provoque une maladie appelée tournis. Le chien se parasite en ingérant des cervelles d'Animaux infestés.

Echinococcus granulosus, appelé vulgairement échinocoque, est l'un des Cestodes les plus dangereux pour l'homme. Il est long seulement de 4 à 5 mm, avec trois ou quatre proglottis, dont seul le dernier présente les éléments sexuels mûrs ; le scolex est pourvu d'un rostellum. L'hôte définitif est le chien. Les œufs éliminés avec les fèces sont très petits et contiennent déjà un embryon en état avancé de développement. Une fois les œufs ingérés par l'hôte intermédiaire, qui peut être l'homme ou un Ruminant, ou encore le porc, l'oncosphère est libérée. Celle-ci traverse la paroi de l'intestin et, entraînée par le torrent sanguin, va dans un organe quelconque de l'hôte. Son volume augmente alors et il se forme un kyste hydatique dont la double paroi est composée par deux membranes ; la membrane interne, dite proligère, engendre des vésicules qui, à leur tour, en donneront d'autres ; ces dernières formeront des scolex. Si les viscères infestés d'un Animal sont mangés par le chien, les scolex se transforment dans son intestin en individus adultes et se reproduisent sexuellement. Le danger de l'échinocoque résulte surtout de la pression exercée par le kyste sur l'organe où il est situé. Chez l'homme, la localisation de l'oncosphère se fait de préférence dans le foie, les poumons, les reins, le crâne, l'abdomen et enfin les muscles. L'unique remède est l'intervention chirurgicale. L'infestation se fait chez l'homme qui a mangé des légumes crus mal lavés où se trouvent les œufs de ce ténia, ou bien en portant à la bouche ses mains où sont restés des œufs de ce parasite. *Echinococcus multilocularis* est très semblable à l'espèce précédente, mais beaucoup plus dangereux, car la forme larvaire, mal limitée, devient une véritable tumeur. L'hôte définitif principal est le renard. Le cycle normal s'effectue entre le renard et des petits Rongeurs sauvages. L'homme peut être contaminé en mangeant des fruits souillés par les déjections du renard.

TREMATODA

Les Trématodes sont tous des parasites internes d'autres Animaux. Ils ont un appareil digestif, sont pourvus de ventouses et présentent divers stades larvaires. Ils ne possèdent pas d'épithélium cilié et sont pour la plupart hermaphrodites. Ils ont communément une forme ovoïde plus ou moins allongée, et sont généralement de petite taille. Le corps est recouvert par un tégument où sont implantés des crochets, des spicules et des soies. Le nombre et la disposition de ces soies sont très variables et leur étude chez la forme cercaire tend à prendre une grande importance en systématique. Au-dessous du tégument, il n'y a pas de cellules épidermiques, mais directement des couches de fibres musculaires circulaires et longitudinales avec des fibres diagonales interposées entre elles. D'origine mésodermique, le parenchyme est constitué par un syncytium réticulaire, avec des lacunes emplies d'un liquide contenant des cellules libres donnant naissance à des lymphocytes. Dans la partie centrale du parenchyme se trouvent des amas de cellules où sont accumulés du glycogène et des matières grasses. Chez les espèces anaérobies, le glycogène est utilisé au cours d'une fermentation qui remplace la respiration : il est décomposé en anhydride carbonique et en un acide organique. Chez certains Trématodes digéniens, il existe un ensemble de canalicules parenchymateux qui semble représenter un système circulatoire primitif. Il interviendrait dans la distribution des substances nutritives, les phénomènes respiratoires et l'excrétion.

Les Trématodes sont divisés en trois sous-classes : Aspidogastres, Digènes et Didymozoïdes. Comme elles sont très distinctes, nous traiterons les autres caractères séparément pour chacune d'entre elles.

Sous-classe des Aspidogastrea

Les Aspidogastres sont caractérisés par la présence, sur leur face ventrale, d'un disque adhésif dont la surface est cloisonnée en un nombre variable d'alvéoles grâce à un système de tractus musculaires.

Le *système nerveux* est composé d'un ganglion situé dans la région du pharynx et duquel partent des nerfs longitudinaux et spécialement ceux qui innervent le disque adhésif. Dans certains genres, on peut observer deux yeux situés près du ganglion cérébral et en position dorsale. On peut voir également des organes dits marginaux qui sont de petites ampoules éversées auxquelles on attribue généralement une fonction sensorielle.

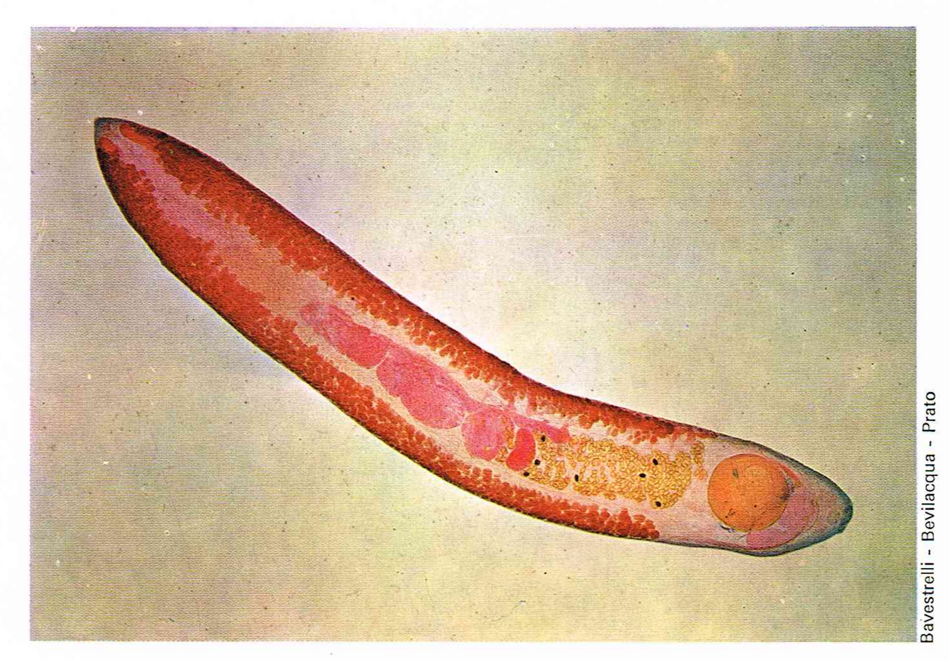
Appareil digestif. La bouche, située à l'extrémité antérieure, se trouve au fond d'un entonnoir qui peut se dévaginer. Vient ensuite un pharynx musculeux communiquant avec l'intestin par un court œsophage ; celui-ci est formé d'un seul diverticule et s'étend jusqu'à l'extrémité postérieure du corps.

L'appareil excréteur est formé, chez l'adulte, par deux vésicules excrétrices qui débouchent sub-dorsalement et postérieurement dans un canal impair.

Appareil reproducteur. Les Aspidogastres sont hermaphrodites. L'appareil génital mâle est généralement constitué par un seul testicule. Le canal déférent débouche dans une vésicule séminale externe. L'appareil génital femelle comporte un ovaire, situé en avant du testicule. Les glandes vitellogènes occupent deux zones latérales dans lesquelles sont groupés les follicules. L'utérus débouche à côté du pore sexuel mâle, dans un atrium commun.

Cycle biologique. Les œufs sont operculés et souvent de grande taille. Les larves, qui possèdent déjà une ébauche de disque ventral et un appareil digestif complètement formé, se fixent par leur bouche évaginée qui sert donc aussi d'organe adhésif. Ces Animaux sont parasites du manteau de certains Gastéropodes et Lamellibranches, ainsi que du tube digestif de Poissons marins et dulçaquicoles, mais on ignore comment ils parviennent dans leurs hôtes.

Aspidogaster conchicola est un parasite de la cavité péricardique des Lamellibranches d'eau douce et de l'intestin des Tortues palustres. Les *Cotylapsis* vivent dans la cavité branchiale des Lamellibranches ainsi que dans l'intestin des Tortues palustres.



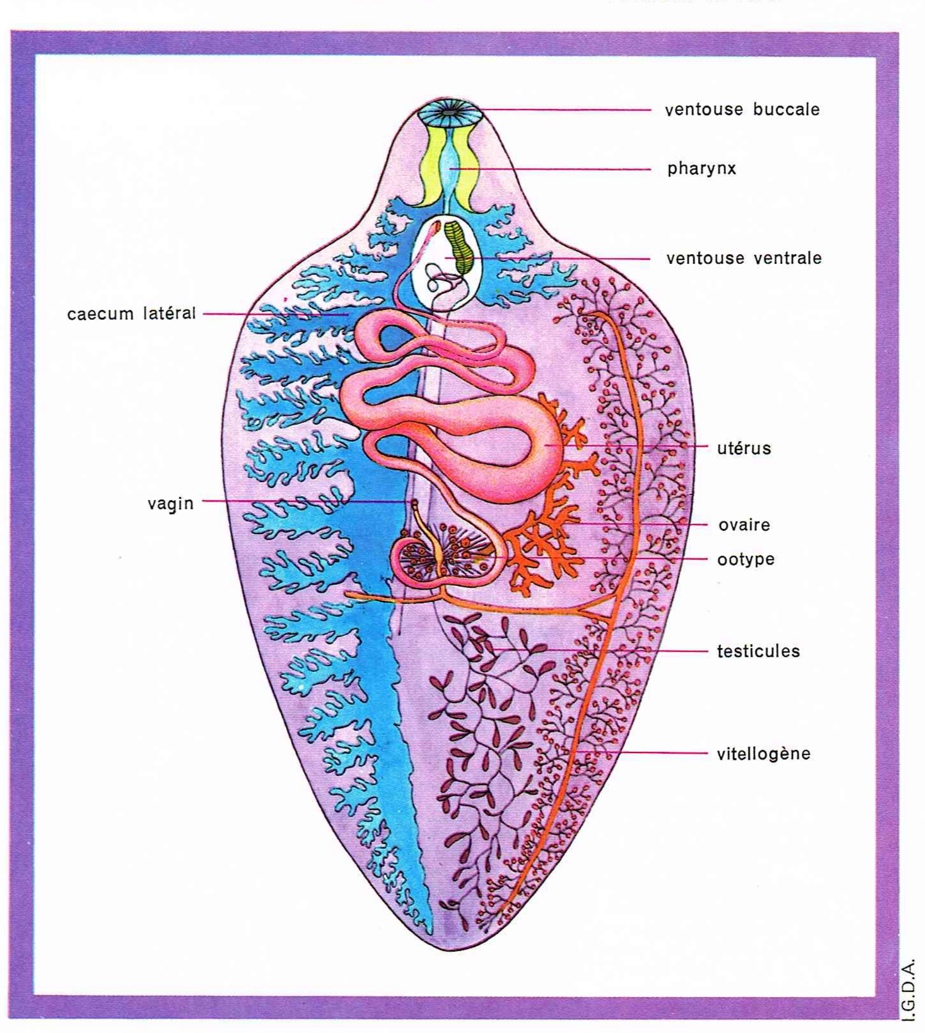
Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ ***Un représentant de la classe des Trématodes.***

Sous-classe des Digenea

Ils présentent le plus souvent deux ventouses, l'une autour de la bouche, rarement absente, l'autre sur la face ventrale en position soit médiane (Distomes), soit postérieure (Amphistomes) ; la ventrale peut manquer (Monostomes).

Le *système nerveux* consiste en une paire de ganglions cérébraux et un plexus sous-musculaire. Les deux ganglions cérébraux, réunis par une commissure, sont situés



▼ ***Représentation schématique de* Fasciola hepatica, *la douve du foie.***

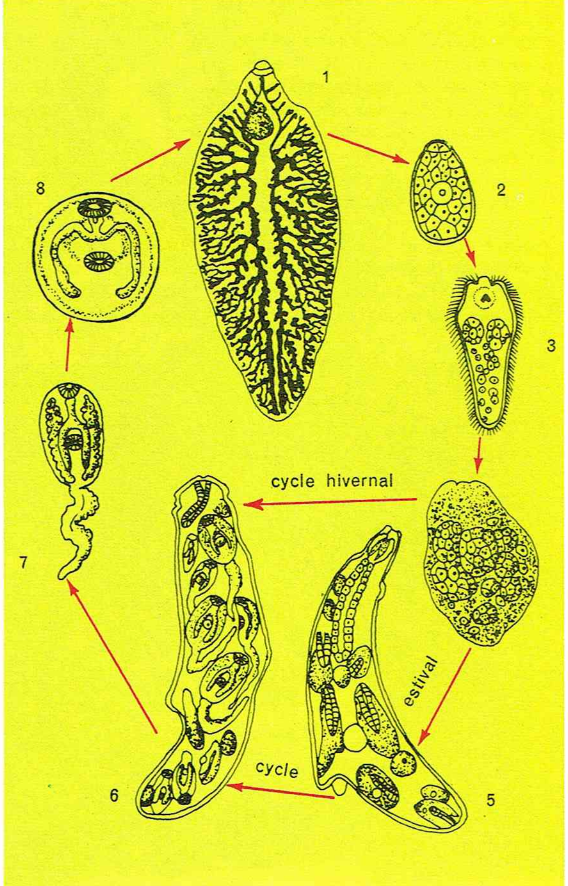
en avant et dorsalement; il en part des cordons nerveux longitudinaux, ventraux, dorsaux et latéraux, qui se dirigent vers l'extrémité postérieure et sont réunis par des commissures transversales. Les organes adhésifs et le pharynx reçoivent de nombreuses terminaisons nerveuses. Les organes des sens sont rares. Les taches oculaires des formes larvaires disparaissent chez l'adulte.

Appareil digestif. La bouche, située à l'extrémité antérieure, en position ventrale ou terminale, est entourée généralement par une ventouse. Le pharynx, qui peut posséder des glandes pharyngiennes externes ou internes, est quelquefois suivi d'un court œsophage. L'intestin se bifurque immédiatement en deux branches, qui s'étendent en arrière et se terminent en formant des cæcums. Cette disposition typique peut présenter de multiples variations.

L'*appareil excréteur* consiste en deux tubes principaux longitudinaux, qui reçoivent de chaque côté d'autres canaux plus fins, se terminant par une cellule flamme. Les tubes longitudinaux se réunissent en une vessie unique qui s'ouvre à l'extrémité postérieure.

Appareil reproducteur. Les Digènes, à la seule exception des Schistosomidés, sont hermaphrodites. L'appareil génital mâle est constitué par les testicules, d'où partent les canaux déférents qui vont à l'organe copulateur, ou cirre, en formant sur leur trajet, à la base de celui-ci, une vésicule séminale. L'appareil génital femelle comprend un ovaire et un ou plusieurs vitellogènes. Le canal ovarien et le canal vitellin débouchent dans un canal unique, le canal ovovitellin, qui constitue une dilatation : l'ootype, entouré par des cellules glandulaires, dites de Mehlis. De l'ootype part l'utérus, où s'accumulent les œufs fécondés; il débouche dans l'atrium génital qui s'ouvre à l'extérieur par un pore génital. Du conduit ovarien part un canal dit de Laurer, qui débouche à l'extérieur par un pore situé dorsalement et qui servirait à l'évacuation des cellules vitellines en excès.

Le *cycle évolutif* est un des plus complexes du règne animal. Les différentes phases larvaires ont toujours lieu chez un Mollusque. L'œuf fécondé, entouré d'une capsule, commence à se développer pendant sa descente dans l'utérus. La segmentation aboutit à la formation d'un embryon, appelé miracidium, qui a besoin d'un milieu aquatique pour son développement. A l'extrémité antérieure de cet organisme cilié s'ouvrent les orifices d'une ou plusieurs paires de grosses glandes unicellulaires appelées glandes de pénétration. Le miracidium adhère aux Mollusques par sa papille apicale et, grâce au liquide sécrété par les glandes de pénétration, qui détruit les tissus, il s'introduit dans le corps du Mollusque pour se fixer dans l'hépatopancréas ou dans les gonades; il perd alors son épiderme cilié et se transforme en un sporocyste. Le sporocyste se nourrit aux dépens des tissus de l'hôte, tandis que les cellules génitales situées dans la cavité interne se divisent en donnant naissance à des sporocystes fils ou à des rédies. Contrairement au sporocyste, la rédie porte une bouche, située à l'extrémité antérieure, qui est suivie par un pharynx, puis par un intestin sacciforme. Il y a des glandes de pénétration, des ganglions nerveux et des protonéphridies. L'intérieur est empli d'initiales génitales en voie de développement. Les rédies abandonnent le sporocyste et errent en se nourrissant des tissus de l'hôte. Elles peuvent donner naissance soit à de nouvelles générations de rédies, soit au stade larvaire suivant, la cercaire. Quand la cercaire est complètement développée, elle abandonne la rédie en passant à travers les tissus de l'hôte et tombe dans l'eau, où elle nage pendant deux ou trois jours, pour s'arrêter ensuite sur une plante ou sur un substratum quelconque. Elle meurt si elle ne trouve pas d'hôte. Dans de nombreux cas, il y a un second hôte intermédiaire, qui peut être un Invertébré, un Poisson ou un Amphibien. Grâce à l'action dissolvante du liquide élaboré par les glandes céphaliques, la cercaire pénètre dans le second hôte, perd sa queue et s'enkyste en formant une sphère à paroi épaisse, appelée métacercaire. Toutes les caractéristiques larvaires, c'est-à-dire les ocelles, les glandes cystogènes et les glandes de pénétration, disparaissent. Lors de l'ingestion des kystes par un autre Animal qui sert d'hôte définitif, la paroi est dissoute sous l'action des sucs gastriques de l'hôte, et le jeune Trématode gagne sa localisation définitive. Dans certains cas, comme chez les Schistosomidés, la cercaire se transforme directement en adulte sans passer par le stade de métacercaire.



▶ Le cycle des Trématodes Digènes est très complexe.* Fasciola hepatica *adulte (1), qui vit dans les voies biliaires du mouton, du bœuf ou du cheval, libère des œufs (2) qui donnent naissance à des larves miracidiums (3); celles-ci pénètrent dans un Mollusque* (Lymnea) *et se transforment en sporocystes (4) à partir desquels se développent des rédies (5) donnant une autre génération de rédies (6) qui libéreront des cercaires (7); ces dernières sortent du Mollusque et s'enkystent sous forme de métacercaires (8), qui, ingérées par un Mammifère, se développeront pour former un adulte. En hiver, le cycle est plus court, les rédies donnant directement des cercaires.

I.G.D.A.

SYSTÉMATIQUE

La systématique des Digènes est très complexe et comprend deux super-ordres. Les *Anepitheliocystidia*, chez lesquels la vessie excrétrice primitive est conservée sans être remplacée par des cellules mésodermiques, sont subdivisés en deux ordres : les Strigeatoida et les Echinostomida. Les *Epitheliocystidia*, chez lesquels la vessie définitive possède une paroi épithéliale épaisse, sont séparés en deux ordres : les Plagiorchiida et les Opisthorchiida. Nous ne traiterons ici que quelques familles et plus particulièrement les genres importants en parasitologie humaine.

Ordre des Strigeatoida

Chez ces Digènes, les cercaires ont une queue fourchue et le miracidium possède une ou deux paires de protonéphridies.

La famille des **Strigéidés** est représentée par des espèces dont les individus adultes vivent dans l'intestin d'Oiseaux, de Mammifères et plus rarement de Reptiles. Le corps est divisé par un étranglement en une partie antérieure aplatie et légèrement concave, où se trouve la ventouse, et une partie postérieure allongée et cylindrique, contenant les organes reproducteurs. Le miracidium, qui se développe après la ponte de la capsule, pénètre dans un Gastéropode, chez qui se succèdent deux générations de sporocystes. Les cercaires, qui ont la queue bifide (furcocercaires), pénètrent dans divers Animaux aquatiques, où elles se transforment en métacercaires; les Oiseaux et les Mammifères s'infestent en ingérant ces Animaux parasités. Dans certains cas, un troisième hôte intermédiaire est nécessaire. Les genres *Diplostomum, Cotylinus* et *Cyathocotyla* sont surtout des parasites d'Oiseaux aquatiques; *Alaria* et *Pharyngostomum* infestent pour leur part les chiens, les chats et d'autres carnivores.

Dans la famille des **Schistosomidés**, les sexes sont séparés et le dimorphisme sexuel est accentué. Le corps du mâle, allongé, en forme de feuille enroulée, est recourbé en gouttière vers la face ventrale, pour former le canal gynécophore, où se loge la femelle; celle-ci est cylindrique, plus fine que le mâle, mais généralement plus longue.

Trois espèces de *Schistosoma* vivent, à l'état adulte, en parasites chez l'homme. Chez *S. haematobium*, d'Afrique et du sud-ouest de l'Asie, la ponte des œufs se fait dans les vaisseaux de la vessie de l'hôte. La capsule ovigère est pourvue à son extrémité d'une pointe qui, par suite des mouvements de la larve, lacère les vaisseaux et pénètre dans la vessie, d'où elle est expulsée par l'urine. Ce parasite produit une maladie appelée bilharziose vésicale, caractérisée par de l'hématurie et des troubles vésicaux dont la gravité est variable. Les hôtes intermédiaires sont les Gastéropodes des espèces *Bulinus contortus* et *Phisopsis africana*. *S. mansoni*, d'Égypte et d'Afrique centrale, a été importé en Amérique probablement à la suite de la traite des Noirs. Il vit à l'état adulte dans le système porte de l'homme. La capsule présente une pointe latérale avec laquelle la larve déchire les parois de l'intestin; elle tombe ainsi dans la lumière intestinale et est éliminée avec les fèces. Pour sortir de leur coquille, les larves doivent se trouver dans l'eau. Ce parasite provoque une maladie nommée bilharziose intestinale, caractérisée par des diarrhées sanguinolentes. L'hôte intermédiaire est un Gastéropode du genre *Planorbis*. *S. japonicum*, de Chine, du Japon et des Philippines, infeste non seulement l'homme, mais de nombreux autres Mammifères; il vit à l'état adulte dans les petits vaisseaux intestinaux. Les œufs, pourvus d'un petit éperon latéral, sont expulsés simultanément en grand nombre de l'intestin. Les personnes contaminées présentent des lésions intestinales et hépatiques et des oblitérations des vaisseaux sanguins sous l'action des œufs. De nombreuses autres espèces atteignent essentiellement les Animaux; ainsi *S. bovis*, parasite des Ruminants, existant en Sardaigne et en Corse.

Les **Azygiidés** vivent dans la première partie du tube digestif des Poissons. Les capsules contenant le miracidium sont ingérées par les Mollusques, et le miracidium, après s'être dégagé de son enveloppe, pénètre dans la paroi intestinale de l'hôte.

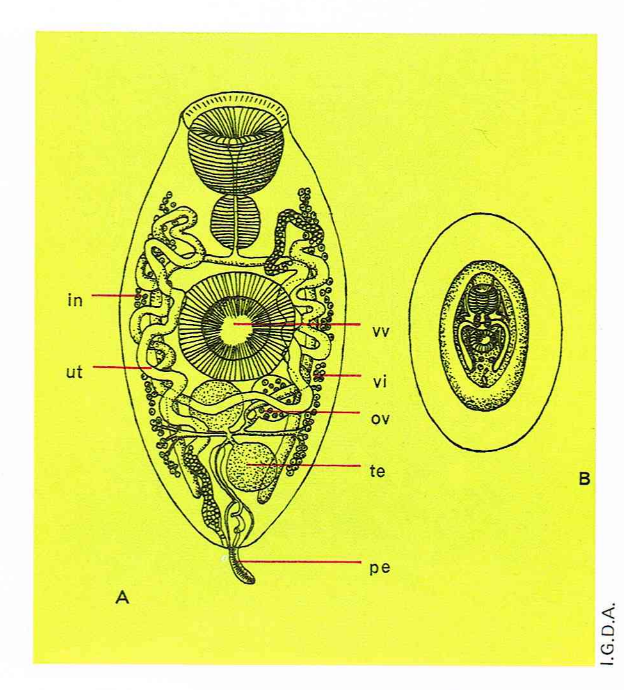
La famille des **Bucéphalidés** présente, à la différence de tous les autres Digènes, une bouche située au centre de la face ventrale, ainsi qu'un petit intestin sacciforme. L'appareil digestif est considéré comme primitif. Les espèces de ce groupe vivent à l'état adulte dans l'intestin des Poissons carnivores marins ou dulçaquicoles. Le miracidium, qui porte des cils sur des appendices en saillie, pénètre dans un Lamellibranche d'eau douce *(Anodonta, Unio)* ou marin *(Ostrica)* en se transformant en un sporocyste très ramifié qui produit directement les cercaires (furcocercaires). Celles-ci s'enkystent sous les écailles d'un petit Poisson (deuxième hôte intermédiaire). Le cycle se boucle quand un gros Poisson mange celui qui porte les cercaires.

Ordre des Echinostomida

Chez les Echinostomida, les cercaires ont une queue simple et se développent dans des rédies. Le miracidium possède une seule paire de protonéphridies.

Chez la famille des **Échinostomidés**, la forme est allongée. La cuticule est épineuse et, comme l'indique le nom, il y a des piquants entourant l'extrémité antérieure, comme une collerette, ce qui distingue cette famille de tous les autres Digènes. Leurs cercaires et leurs métacercaires possèdent elles aussi cette collerette Les miracidiums attaquent les Gastéropodes aquatiques; les cercaires s'enkystent dans les muscles d'autres Gastéropodes, têtards d'Amphibiens et Poissons. Les hôtes définitifs peuvent être divers Oiseaux et Mammifères, y compris l'homme.

La famille des **Fasciolidés** comprend *Fasciola hepatica*, à peu près cosmopolite, long de 20 à 30 mm et large de 8 à 12 mm, qui vit à l'état adulte dans les voies biliaires du mouton, du bœuf et du cheval. Les miracidiums pénètrent dans le poumon d'un Mollusque Gastéropode d'eau douce *(Lymnea)* et se transforment en sporocystes à partir desquels se développent les rédies.



◄ *Schéma de l'adulte (A) et de la cercaire (B) d'***Urogonimus macrostomus**, *un Digène appartenant à l'ordre des Strigeatoida; vv, ventouse ventrale; vi, vitellogène; ov, ovaire; te, testicule; pe, pénis; ut, utérus; in, intestin.*

Celles-ci se rendent dans le foie du Mollusque dont elles se nourrissent. Les rédies de la première génération engendrent d'autres rédies, à partir desquelles se forment les cercaires, dont l'intestin est bifurqué et qui possèdent une queue; en hiver, les cercaires proviennent directement des rédies de la première génération. Les cercaires sortent du Mollusque, nagent grâce aux mouvements de leur queue et s'accrochent sur des plantes aquatiques, où elles s'enkystent sous forme de métacercaires. Le développement en individus adultes se fait quand des Mammifères herbivores mangent des herbes où se sont fixées les métacercaires. Les douves provoquent des lésions et des hémorragies, qui aboutissent à une grave maladie, la distomatose des Ruminants. L'homme peut ingérer la cercaire accidentellement en mangeant des plantes herbacées crues en salade, en particulier le cresson.

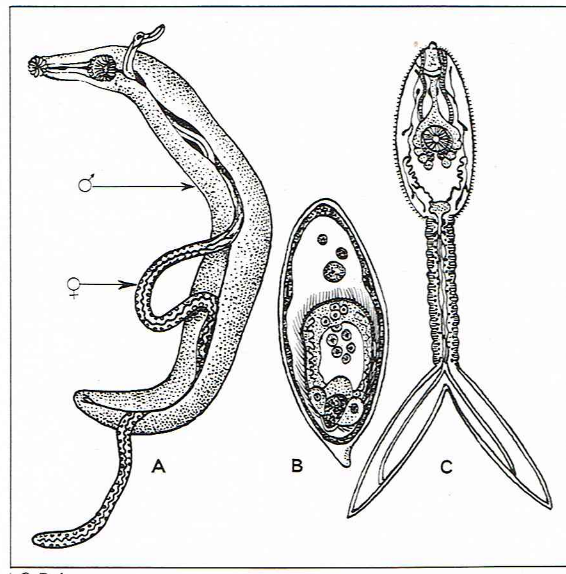
Ordre des Plagiorchiida

Chez les Plagiorchiida, les cercaires sont dépourvues de vaisseaux excréteurs caudaux.

La famille des **Dicrocœliidés** comprend *Dicrocoelium dendriticum*, parasite du foie et de la vésicule biliaire des moutons et d'autres Mammifères herbivores. Ses œufs n'éclosent pas dans l'eau, mais se développent seulement après avoir été ingérés par des Gastéropodes terrestres *(Helicella, Zebrina)*, chez qui apparaissent deux générations de sporocystes. Les cercaires abandonnent l'hôte, tombent sur l'herbe et sont absorbées par des fourmis dans le cerveau desquelles elles se transforment en métacercaires. Le cycle se ferme lors de l'ingestion par un herbivore d'herbe contenant des fourmis parasitées.

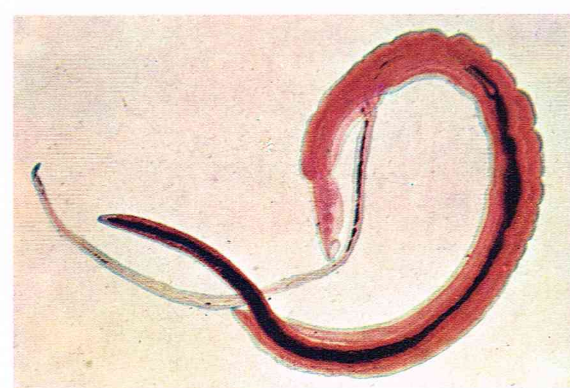
La famille des **Plagiorchiidés** est constituée par des espèces de petite taille, à cuticule épineuse, à vessie en Y et à gonopore antérieur. L'adulte parasite l'intestin de nombreux Vertébrés, habituellement aquatiques. Le miracidium ne sort pas de la capsule avant d'avoir été ingéré par un Gastéropode. Le sporocyste contient de nombreuses cercaires, qui sont caractérisées par un stylet antérieur; une fois sorties du Mollusque, les cercaires pénètrent chez un second hôte intermédiaire, généralement la larve d'un Insecte aquatique, mais aussi de petits Crustacés et têtards, dans les muscles desquels elles s'enkystent en se transformant en métacercaires. Celles-ci vivent même après la métamorphose de l'Insecte, ce qui favorise ainsi l'infestation d'Animaux non aquatiques qui mangent l'Insecte adulte.

La famille des **Troglotrématidés** est représentée par des espèces ovoïdes, à pore génital situé en arrière de la ventouse ventrale. Nous citerons notamment *Paragonimus ringeri*, long d'environ 20 mm; son miracidium pénètre dans un Mollusque Gastéropode d'eau douce du genre *Melania*. Là, il se transforme en sporocyste et il y a

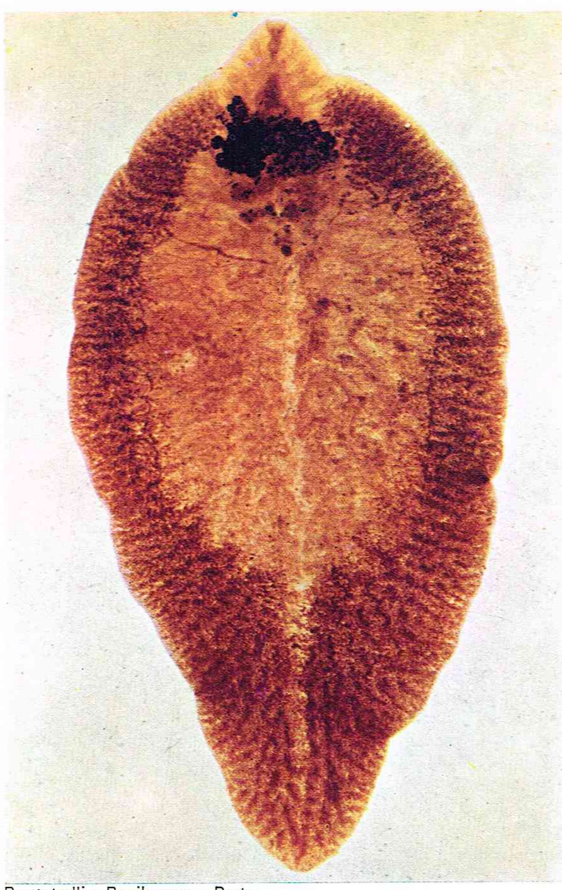


▶ *Le dimorphisme sexuel est très accentué chez* **Schistosoma haematobium** *(A); le corps du mâle (♂) est enroulé pour former une gouttière longitudinale où se loge la femelle (♀); les œufs (B) sont pondus dans les vaisseaux de la vessie de l'hôte; les cercaires (C) ont une queue bifide.*

I.G.D.A.


▶ **Schistosoma haematobium** *provoque chez l'homme (son hôte définitif) une maladie appelée bilharziose vésicale; son hôte intermédiaire est un Gastéropode.*

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato


▶ **Fasciola hepatica,** *qui vit à l'état d'adulte dans les voies biliaires des Mammifères herbivores, occasionne une grave maladie, la distomatose.*

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

deux générations de rédies. Les cercaires passent dans le corps de crabes d'eau douce *(Potamon)*, où elles s'enkystent dans les muscles. L'homme ou un carnivore s'infeste en mangeant des Crustacés non cuits. Le parasite gagne les poumons, où il forme une capsule fibreuse attachée aux bronches. Cette localisation la plus fréquente provoque une maladie simulant la tuberculose et appelée distomatose pulmonaire.

Ordre des Opisthorchiida

Chez les Opisthorchiida, les cercaires possèdent des vaisseaux excréteurs caudaux.

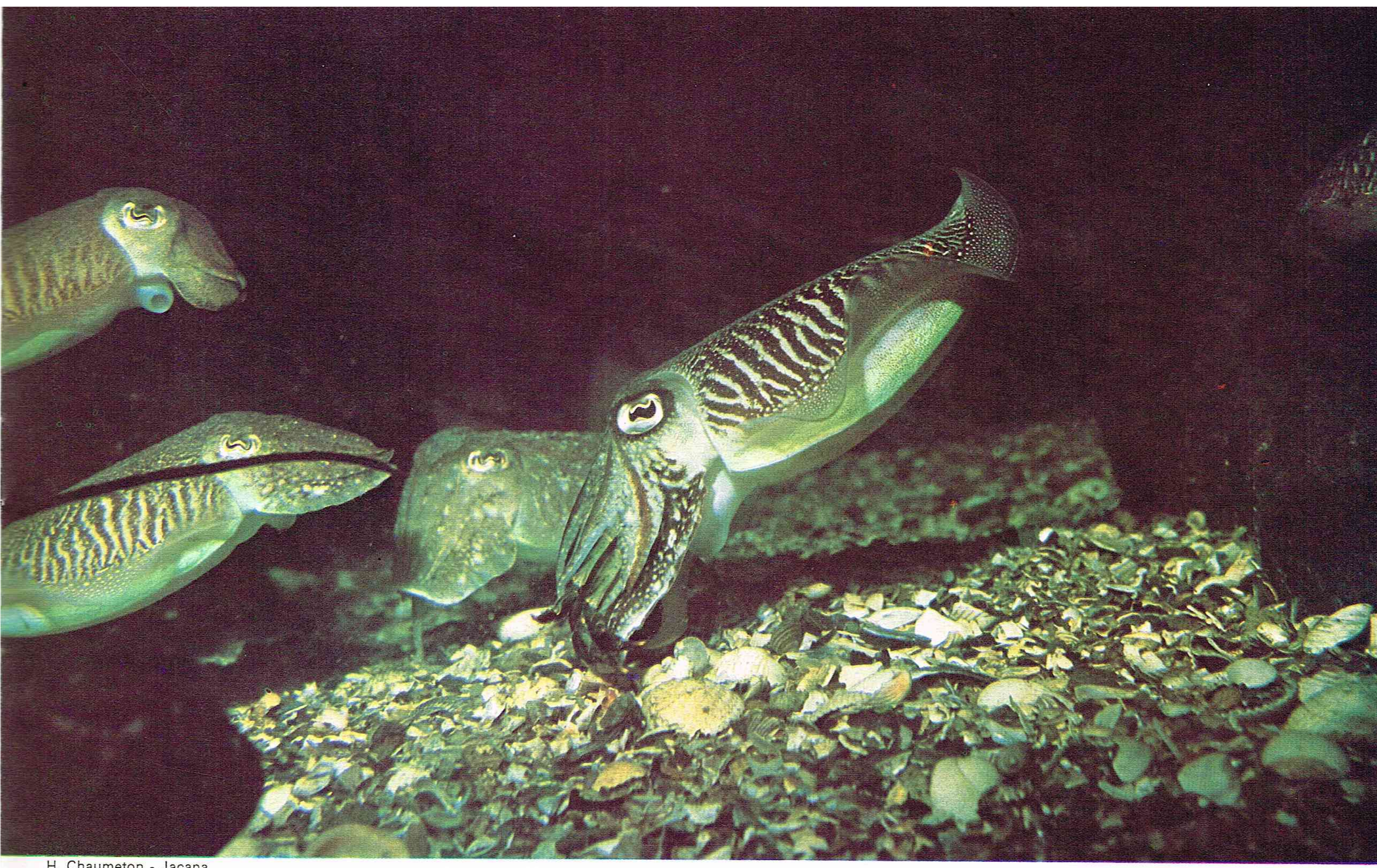
La famille des **Opisthorchiidés** est caractérisée par un corps lancéolé, des ventouses rapprochées entre lesquelles s'ouvre l'atrium génital, et des testicules situés postérieurement. *Opisthorchis felineus,* adulte, vit dans les canaux biliaires du chat, du chien, de l'homme et d'autres Mammifères. Le miracidium se développe seulement après ingestion par un Mollusque du genre *Bythinia*. Chez l'hôte, le sporocyste donne naissance à une génération de rédies formant des cercaires. Celles-ci pénètrent chez un Cyprinidé et s'y enkystent sous la peau ou dans les muscles. L'hôte définitif est contaminé en mangeant l'Animal cru ou mal cuit. Les kystes se dissolvent dans l'estomac, et la métacercaire passe du duodénum dans le canal cholédoque.

Sous-classe des Didymozoidea

Ces Trématodes, qui ne renferment qu'une seule famille, se distinguent de tous les autres par leur morphologie adaptée à la vie enkystée ainsi que par le fait qu'ils présentent des espèces hermaphrodites à côté d'autres qui sont dioïques. Ils vivent en couples à l'intérieur de kystes qui se forment sur les branchies, sur la peau, et dans la cavité orale des Poissons de mer; chaque paire est constituée par deux individus de sexe opposé. Dans la plupart des cas, cependant, il ne s'agit pas d'un véritable gonochorisme, étant donné que le mâle possède des organes femelles, bien que dégénérés, et que chez les individus de sexe opposé on trouve des organes mâles atrophiés, seuls les organes femelles étant pleinement fonctionnels. Le corps des Didymozoidea, allongé et rubané, est divisé en deux parties inégales : l'une antérieure, allongée et plus ou moins aplatie, portant la bouche et le pore génital, et l'autre postérieure, volumineuse et gonflée, contenant les organes de reproduction. Chez *Wedlia,* les sexes sont nettement séparés, et il y a aussi un net dimorphisme sexuel : le mâle est beaucoup plus petit que la femelle et se trouve logé dans une dépression formée par la volumineuse partie postérieure du corps de la femelle. Le miracidium n'a pas de cils et présente, à l'avant, une couronne de crochets. On ne sait pas exactement quel est l'hôte intermédiaire.

BIBLIOGRAPHIE

BAER J. G., *Étude monographique du groupe des Temnocéphales,* 1931. *Bull. Biol. France et Belgique,* 55, 1950; *Phylogénie et cycles évolutifs de Cestodes, Rev. Suisse Zool.,* 57. - BEAUCHAUMP P. de, *Biospeologica, Turbellariés,* t. 59, 3e série. *Arch. Zool. Exper.,* 86 n. et rev., 1949. - CHAUHAN B. S., *Studies on the Trematode Fauna of India,* I. *Subclass Monogenea, Rec. Ind. Mus.,* 51, 1954. - COLOSI G., *Zoologia e Biologia generale,* Turin, 1967. - EUZET L., *Suggestions pour une nouvelle classification des Cestodes Tétraphyllides, Proc. XIV, Congr. Int. Zool.* Copenhague, 1956. - GOURBAULT N., *Recherches sur les Triclades paludicoles hypogés,* 1972. *Mém. Mus. Nat. Hist. Nat. N. sér. série A, Zoologie,* 73. - GRASSÉ P., *Traité de zoologie,* t. 4, Paris, 1961. - HYMAN L., *The Invertebrates : Platyhelminthes and Rhynchocoela. The Acoelomate Bilateria.* New York, 1951. - KARLING T. G., *Zur Morphologie und Systematik der Alloecoela Cumulata und Rhabdocoela Lecitophora,* in *Acta. zool. fennica,* 26, 1940. - RICHARD J., *la Chétotaxie des cercaires. Valeur systématique et phylétique, Mém. Mus. Hist. Nat. série A, Zoologie,* 67, 1971. - WARDLE R. A. et MC LEOD J. A., *The Zoology of Tapeworms.* Minneapolis, 1952.



H. Chaumeton - Jacana

▲ *Les Céphalopodes peuvent renfermer dans leurs sacs urinaires des Mésozoaires Dicyémides qui se nourrissent de substances dissoutes dans l'urine.*

LES MÉSOZOAIRES

L'embranchement des Mésozoaires comprend des organismes animaux de taille réduite, endoparasites d'Invertébrés marins. On les considère maintenant comme des Métazoaires chez lesquels l'organisation du corps est extrêmement simplifiée.

Les Mésozoaires ont un corps annelé et constitué par une couche externe de cellules qui renferment un groupe d'éléments cellulaires d'où naissent les gamètes. Dans le cycle biologique de ces organismes, on assiste à une alternance caractéristique de générations sexuées et asexuées. Les Mésozoaires sont divisés en deux classes que nous étudierons ici.

ORTHONECTIDES

Les Orthonectides sont des endoparasites de Mollusques, de Polychètes, de Némertiens et d'Échinodermes. L'anatomie de ces organismes, qui n'atteignent pas 1 mm de longueur, est fort simple. Chez la femelle, de forme fuselée, le corps est constitué par un feuillet externe, l'ectoderme, composé d'une unique couche de cellules. Celles-ci forment des anneaux transversaux qui se succèdent, en nombre variable chez les différentes espèces, le long de l'axe longitudinal du corps, lequel présente ainsi une sorte de segmentation.

L'ectoderme est cilié. Les cils sont orientés vers l'avant à la partie antérieure et vers l'arrière sur la partie postérieure. A peu près à la moitié du corps s'ouvre un pore génital. L'ectoderme entoure une cavité occupée par les éléments germinaux.

Chez le mâle, de forme cylindrique et plus petit que la femelle, la cavité délimitée par l'ectoderme n'est pas entièrement occupée par les éléments germinaux mâles, mais il y a un véritable testicule en communication avec l'extérieur par un pore génital parfaitement fonctionnel. Le dimorphisme sexuel est donc très net. Les Orthonectides sont des endoparasites : mais en réalité, une partie de leur cycle biologique s'effectue à l'extérieur de l'hôte. En effet, les mâles et les femelles sexuellement mûrs abandonnent l'hôte et vivent librement dans la mer, où a lieu la fécondation. Un ou plusieurs mâles se collent à une femelle, et leurs spermatozoïdes, pourvus d'un flagelle, pénètrent dans la cavité interne de cette dernière par le pore génital, pour se rendre à la masse des œufs mûrs qui sont ainsi fécondés. Le développement de l'œuf fécondé est très rapide, puisque, vingt-quatre heures après la fécondation, des larves sphériques ciliées abandonnent leur mère en passant par le pore génital. Ces larves, qui vivent librement dans l'eau de mer, peuvent ainsi aller infester de nouveaux hôtes.

Le comportement des larves ciliées et leur développement à l'intérieur de l'hôte n'est pas encore totalement connu dans ses détails. Chez les hôtes, les organes parasités présentent, en coupe, des Orthonectides en amas plasmodiaux dans lesquels on peut observer, entre autres, des cellules germes pourvues d'un gros noyau et d'un cytoplasme propres, et des amas de cellules qui représentent des embryons à divers stades de développement. Les embryons proviennent d'une cellule germe appelée agamète, car elle se développe dans le plasmode par voie asexuée. L'agamète grossit et se divise plusieurs fois en constituant un amas de cellules à l'intérieur duquel émigrent par la suite d'autres éléments cellulaires, les véritables cellules sexuées, d'où naissent les gamètes. Cet amas de cellules constitue un embryon. Dans certains cas, chaque amas plasmodial produit des embryons qui donneront des Orthonectides d'un seul sexe, soit mâle, soit femelle. Dans d'autres cas un plasmode donne aussi bien des mâles que des femelles.

Le cycle biologique des Orthonectides comprend une alternance de générations : l'une asexuée, au cours de laquelle se forment des mâles et des femelles provenant des embryons produits à l'intérieur des plasmodes, et une autre sexuée, au cours de laquelle, par suite de l'accouplement des individus, naissent des larves infestantes qui donneront les plasmodes.

On a divisé la classe en deux familles que nous examinerons brièvement.



▲ *Le cycle des Dicyémides parasites des sacs urinaires des Céphalopodes n'est pas encore bien connu ; la pénétration dans l'hôte a lieu au niveau de la larve fondatrice (A) ; nématogène fondateur (B) ; nématogène primaire (C) ; rhombogènes (D) ; infusorigène (E) qui donne des gamètes suivis d'une autofécondation ; infusoriforme (F) libéré dans l'eau de mer ; sa destinée est inconnue.*

Embranchement des MÉSOZOAIRES

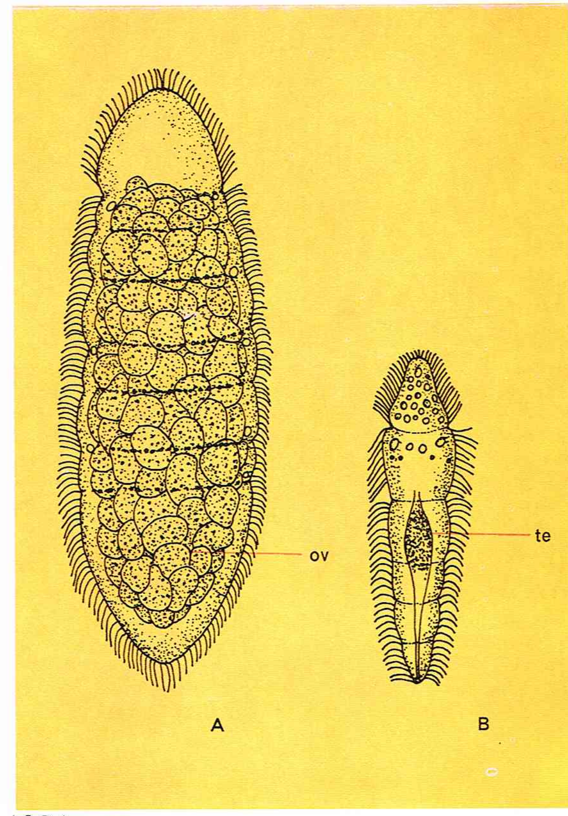
Classe des ORTHONECTIDES

Classe des DICYÉMIDES

- *ordre des Dicyemida*
- *ordre des Heterocyemida*

La famille des **Rhopaluridés** comprend une douzaine d'espèces parasites d'Ophiurides, de Mollusques, de Polychètes et de Némertiens. L'une des espèces les plus connues de cette famille est *Rhopalura ophiocomae,* qui parasite un Ophiuride, *Amphiura squamata*. Cette espèce se localise dans les poches incubatrices de l'hôte, en provoquant chez celui-ci une castration parasitaire.

La famille des **Pelmatosphéridés** est constituée par l'unique espèce *Pelmatosphaera polycirri,* parasite d'un Polychète.



▶ **Rhopalura granosa,** *un Mésozoaire Orthonectide : A, femelle à maturité ; B, mâle ; ov, ovaire ; te, testicule.*

DICYÉMIDES

Les Dicyémides vivent dans le liquide des sacs urinaires des Céphalopodes. Ils peuvent atteindre 7 mm de longueur et se nourrissent par osmose des substances dissoutes dans l'urine. Le cycle biologique, qui n'est pas encore bien connu, est très complexe. L'infestation a lieu par la pénétration des larves chez les jeunes Céphalopodes.

Ces larves sont constituées par une couche d'éléments cellulaires ciliés qui englobe deux ou trois cellules dites axiales. A l'intérieur de chacune de ces cellules axiales se trouvent des cellules germes.

Les larves, à ce stade, par suite d'une simple augmentation de volume des cellules qui les composent, grandissent beaucoup. L'organisme qui se forme diffère du premier seulement par sa taille plus importante et est appelé *nématogène* fondateur. Chez ce dernier, les cellules germes commencent à se diviser, et chacune d'elles donne naissance à de nouveaux individus qui diffèrent de leurs parents (une seule cellule axiale et des cellules ciliées moins nombreuses) et que l'on nomme nématogènes primaires. Ceux-ci engendrent à leur tour des nématogènes de même structure. Il en résulte une pullulation de Dicyémides dans le sac urinaire de l'hôte.

Quand l'hôte va atteindre sa maturité sexuelle, les nématogènes primaires se modifient légèrement, devenant plus larges et plus plats, pour se transformer en *rhombogènes*. Les cellules germes du rhombogène ont la propriété d'engendrer des individus producteurs de gamètes, les *infusorigènes*. Ceux-ci donnent des ovules par leur surface et des spermatozoïdes par leur région centrale. Ils n'abandonnent pas la cellule axiale dans laquelle ils se sont développés.

L'autofécondation a lieu, et l'œuf fécondé donne un individu, l'*infusoriforme,* qui reste d'abord à l'intérieur de la cellule axiale, puis l'abandonne à la fin de son développement, pour passer dans le liquide urinaire, puis dans l'eau de mer où sa destinée est inconnue. La production des infusoriformes assure la dissémination de l'espèce.

Sur le plan de la systématique, les Dicyémides sont divisés en deux ordres : les *Dicyemida* et les *Heterocyemida*. Les premiers sont ciliés à l'état adulte, sur toute leur surface. Les seconds perdent leurs cils quand ils sont adultes.

BIBLIOGRAPHIE

CAULLERY M., *Classe des Orthonectides,* in GRASSÉ P. P., *Traité de zoologie.,* fasc. 1, Paris, 1961. - CAULLERY M. et MESNIL F., *Comparaison des cycles évolutifs des Orthonectides et des Dicyémides, C. R. Acad. des Sc. Paris,* 141, 1905. - HARTMANN M., *Mesozoa* in W. KUKENTHAL und Th. KRUMBACH, *Handbuch der Zoologie,* 1, 1925.

LES ACANTHOCÉPHALES OU ÉCHINORHYNCHIDES

Ce sont des Acœlomates vermiformes, parasites à tous les stades de leur existence. Les adultes vivent dans le tube digestif des Vertébrés et les larves sont enkystées dans la cavité générale d'Invertébrés, de Crustacés ou d'Insectes. Leur taille va de 10 à 20 cm et atteint exceptionnellement 60 cm chez *Macracanthorhynchus hirudinaceus,* parasite de l'appareil digestif du porc.

Le corps est souvent vivement coloré, mais ce n'est pas une coloration propre à l'Animal, étant donné qu'elle est uniquement liée à la présence de substances nutritives particulières absorbées par l'hôte. Il n'y a pas d'appareil digestif, pas d'appareil respiratoire ni circulatoire. Le corps comprend deux parties : le présoma protractile, ou trompe, à l'avant, et le tronc, à l'arrière, qui renferme les glandes sexuelles ainsi que les organes copulateurs. La trompe porte à son sommet une série de crochets. Le nombre, les dimensions et la disposition des crochets sont des éléments constants chez les individus de la même espèce, et ont donc une grande importance en taxonomie. La trompe peut s'invaginer à l'intérieur d'un réceptacle musculeux. Le tronc peut avoir un aspect varié et présenter à sa surface des piquants.

Organisation générale

La *paroi du corps* est constituée par une cuticule, un épiderme et une couche musculaire. La cuticule est extrêmement mince et est formée de deux couches, suivies de l'épiderme, tristratifié, fibreux et syncytial. Au niveau des deux dernières couches est creusé un ensemble de lacunes (ou de canaux) rempli d'un liquide qui intervient dans la dévagination de la trompe et joue peut-être aussi un rôle dans l'absorption. Il comprend deux systèmes : un système lacunaire du corps, avec deux grandes lacunes longitudinales, et de nombreuses anastomoses; un système de la trompe, relié à deux organes lacunaires, les *lemnisques,* situés à la base de la trompe. Le liquide contenu dans les lacunes de la trompe passe dans celles des lemnisques quand la trompe s'invagine. Il existe en général deux lemnisques, parfois quatre ou six. Leur rôle est encore mal connu.

Au-dessous de l'épiderme se trouve la musculature, qui en est séparée par un tissu fibreux de type conjonctif. La musculature présente également une structure syncytiale et est constituée par deux couches distinctes : la plus externe est formée par des fibres circulaires, alors que la plus interne est faite de fibres longitudinales.

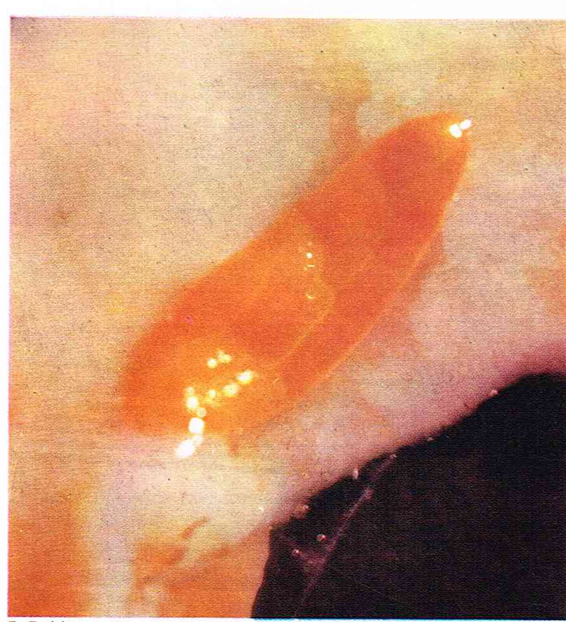
La *cavité du corps* est un pseudocœlome situé entre la couche musculaire et les organes génitaux, qui sont dans la plupart des cas contenus à l'intérieur des sacs ligamentaires. Quand ces sacs sont au nombre de deux, le pseudocœlome est peu développé, alors qu'il prend de l'importance lorsque les sacs ligamentaires sont absents ou quand il en existe seulement un seul.

Les *sacs ligamentaires* sont des tubes faits de tissu conjonctif qui isolent les organes génitaux. Les sacs sont rattachés antérieurement à la partie distale du pseudocœlome. Chez les femelles des Archiacanthocéphales et des Éoacanthocéphales, les sacs ligamentaires sont au nombre de deux, l'un dorsal et l'autre ventral, et communiquent entre eux à l'extrémité antérieure par une ouverture sur les parois. Chez les mâles d'un certain nombre d'espèces, en revanche, il existe un seul sac, dorsal, qui contient les testicules et les glandes du cément. Chez les Palaeacanthocéphales et dans les deux sexes, il existe un seul sac ligamentaire. Alors que chez les Archiacanthocéphales, les sacs persistent durant toute la vie de l'individu, chez les deux autres ordres, les sacs s'atrophient, puis disparaissent lors de la maturité sexuelle. Dans ce cas, les organes, libres dans la cavité cœlomique, restent fixés à la partie antérieure de cette cavité par un fin cordon, le cordon ligamentaire.

Le *système nerveux* est constitué essentiellement par un ganglion cérébral situé dans la partie postérieure du réceptacle de la trompe, d'où partent deux groupes principaux de nerfs se dirigeant vers le présoma et vers le tronc. Les premiers innervent la musculature, les muscles de la trompe et les papilles sensorielles de celle-ci quand elles existent. Les seconds, au nombre de deux, vont innerver le tronc et les organes génitaux. Chez le mâle, ils confluent pour former deux ganglions situés à la base du pénis.

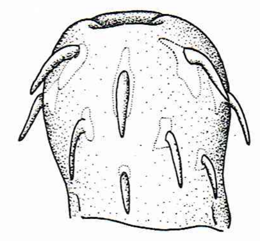
Les organes des sens sont mal représentés. Ils sont localisés au niveau de la trompe et de l'appareil copulateur du mâle. Ceux de la trompe sont constitués par des papilles et ont probablement une fonction tactile.

L'*appareil excréteur* manque chez la plupart des Acanthocéphales, et l'on pense que l'élimination des produits cataboliques a lieu grâce à un mécanisme particulier, par ailleurs inconnu. Seuls les Archiacanthocéphales possèdent des protonéphridies, en relation avec l'appareil reproducteur. Le tronçon terminal de l'appareil reproducteur des deux sexes est alors transformé en un canal uro-génital.



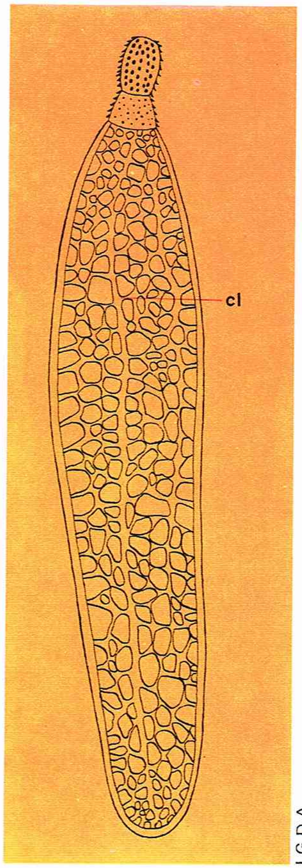
E. Robba

◄ *Adulte d'*Echinorhynchus truttae, *fixé à la paroi intestinale d'un Poisson ; la couleur jaune-orangé du parasite est due aux substances nutritives ingérées par l'hôte.*



I.G.D.A.

▼ *Détail de la trompe munie de crochets d'un Acanthocéphale du genre* Neoechinorhynchus.



I.G.D.A.

▼ *Schéma du système lacunaire de* Centrorhynchus, *un Acanthocéphale ; cl, canal lacunaire latéral principal.*

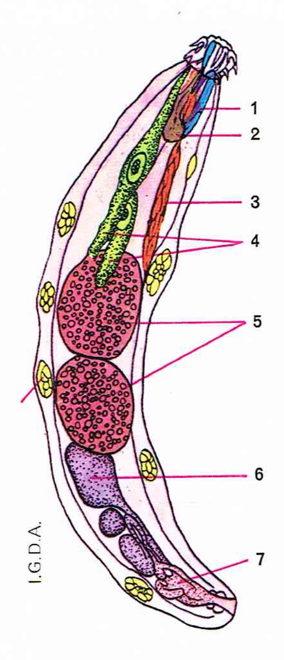
Reproduction

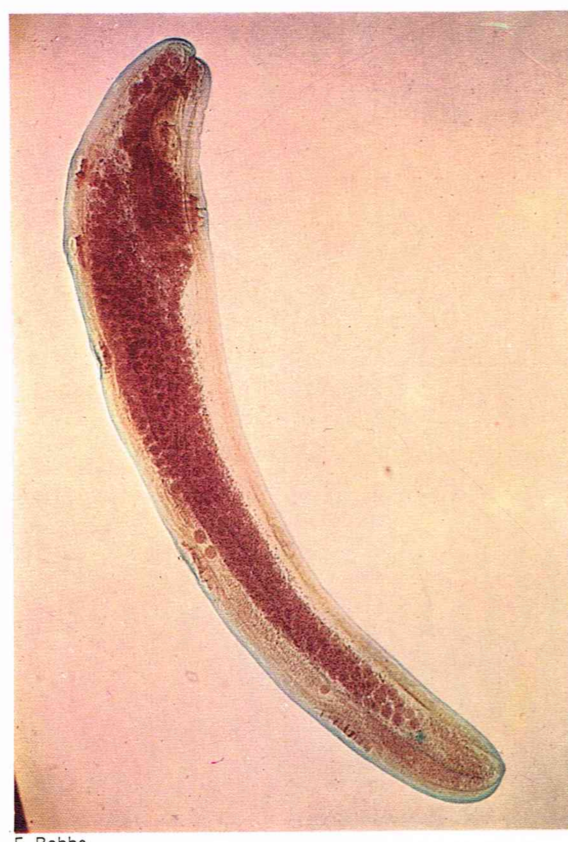
La reproduction est sexuée et les sexes sont séparés. Les mâles sont généralement plus petits que les femelles. L'appareil génital mâle comporte deux testicules ovoïdes, situés dans le sac ligamentaire dorsal et d'où partent deux canaux déférents. Ceux-ci se réunissent en un canal éjaculateur, dans lequel débouchent des glandes annexes et qui se termine par un pénis musculeux, contenu dans une bourse copulatrice. L'appareil génital femelle est plus complexe. L'ovaire est formé de cellules germinales non différenciées qui se fragmentent en



Embranchement des ACANTHOCÉPHALES

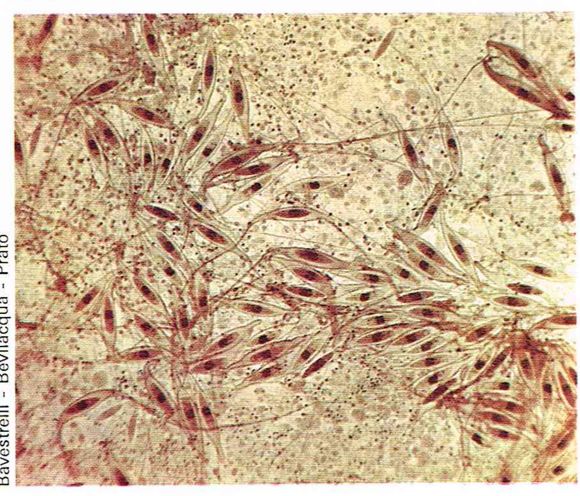
- ordre des *Archiacanthocéphales*
- ordre des *Palaeacanthocéphales*
- ordre des *Éoacanthocéphales*




E. Robba

▲ *A gauche, représentation schématique du mâle de* **Neoechinorhynchus rutili** *; 1, réceptacle de la trompe ; 2, ganglion cérébral ; 3, muscle rétracteur ; 4, lemnisques ; 5, testicules ; 6, glande cémentaire ; 7, bourse copulatrice ; 8, noyau hypodermique.* ▶ *En haut, un* **Echinorhynchus** *avec sa trompe rétractée.*


E. Robba


Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▶ *Embryons d'***Echinorhynchus truttae** *(au milieu et en bas) vus à des grossissements différents.*

donnant naissance aux sphères ovariennes. La différenciation des *ovogonies* a lieu à partir des éléments les plus périphériques des sphères ovariennes, puis s'étend à tout l'ensemble des cellules germinales non différenciées. Les ovogonies évoluent à l'intérieur des sacs ligamentaires, où les ovocytes sont fécondés. Chez les espèces où les sacs se déchirent, le développement se poursuit dans la cavité viscérale. Dans ce cas, il subsiste un résidu du sac ligamentaire, nommé cordon ligamentaire, qui s'insère à la base d'un organe tubulaire, la cloche utérine qui reçoit les embryons en vue du développement. Chez les autres espèces, cet organe communique directement avec le sac ligamentaire. Les embryons passent ensuite dans l'utérus musculeux qui débouche dans un court vagin. Celui-ci s'ouvre à l'extérieur par un orifice sexuel terminal ou sub-terminal.

L'œuf commence sa segmentation dans le corps même de la femelle et il se forme une larve dite *acanthor* pourvue de crochets cuticulaires antérieurs et dont le corps est recouvert de piquants. L'œuf embryonné poursuit son évolution chez un hôte intermédiaire (Invertébré terrestre ou aquatique). L'embryon éclôt dans l'intestin et en perfore les parois grâce à ses crochets cuticulaires. Il tombe alors dans la cavité cœlomique, où il se développera. La larve grandit, invaginée sur elle-même, devient une larve *acanthella,* puis une larve infestante qui, si elle est ingérée par un Vertébré aquatique ou terrestre, dévagine sa trompe et acquiert progressivement l'organisation définitive de l'adulte.

On divise les Acanthocéphales en Archiacanthocéphales, Palaeacanthocéphales et Éoacanthocéphales.

Ordre des Archiacanthocéphales

Les Archiacanthocéphales parasitent des hôtes terrestres. Les crochets de la trompe sont souvent disposés en spires. Les canaux lacunaires sont situés dans les faces dorsale et ventrale du tronc. Les œufs sont à enveloppe épaisse.

Les Archiacanthocéphales comprennent certaines des espèces les plus grandes de tout le phylum. *Macracanthorhynchus hirudinaceus* ou échinorhynque géant est un parasite du porc, et plus rarement du chien; ces hôtes s'infestent en mangeant des Coléoptères comme le hanneton et la cétoine, chez lesquels se trouvent les larves infestantes.

Ordre des Palaeacanthocéphales

Les Palaeacanthocéphales sont parasites surtout d'hôtes aquatiques. Leur trompe est armée de crochets disposés selon une symétrie radiaire. Les canaux lacunaires sont en général latéraux. Les œufs sont à enveloppe mince. La principale famille est celle des *Échinorhynchidés.*

Ordre des Éoacanthocéphales

Les Éoacanthocéphales sont des parasites de Poissons, et exceptionnellement de Tortues. Ce sont des organismes de taille réduite, chez lesquels les crochets qui arment la trompe présentent une symétrie radiaire. Les canaux lacunaires sont situés dans les faces dorsale et ventrale du tronc. Chez les femelles, on observe deux sacs ligamentaires persistants. La glande du cément est de structure syncytiale. Les protonéphridies sont absentes. Les œufs sont à enveloppe mince. *Neoechinorhynchus rutili* est observé fréquemment chez de nombreuses espèces de Poissons dulçaquicoles. Son hôte intermédiaire est un Ostracode.

BIBLIOGRAPHIE

BAER J. C., *Embranchement des Acanthocéphales,* in GRASSÉ P. P., *Traité de zoologie,* t. 4, fasc. 1, Paris, 1961. - GOLVAN Y. J., *le Phylum Acanthocephala (première note). Sa place dans l'échelle zoologique. Ann. Parasit* 33, p. 538, 602, 1958; *le Phylum des Acanthocephala (deuxième note)* 1959; *la Classe des Eoacanthocephala* (Van Cleave, 1936). *Ibid.* 34, p. 5 à 52.

LES NÉMERTIENS

Les Némertiens sont des Acœlomates à symétrie bilatérale que certaines structures anatomiques, telles que l'ouverture du tube digestif aux deux extrémités et un système circulatoire clos, obligent à séparer en un phylum indépendant. Ils se distinguent également par l'existence d'une trompe dévaginable *(proboscis)*, située dorsalement par rapport au tube digestif et contenue dans une cavité particulière, le *rhynchocœle*. Il n'existe pas d'organes spécialisés pour la respiration, celle-ci ayant lieu à travers la paroi du corps, ainsi que par l'introduction et l'expulsion d'eau de l'œsophage.

Les Némertiens sont presque tous marins. Ces organismes sont en général très colorés, par suite de la présence dans leur corps de pigments ou même de chromatophores. Leur taille varie de quelques millimètres à plusieurs mètres de longueur, sur une largeur de 5 à 10 mm.

Ces Animaux présentent des affinités avec les Turbellariés et peut-être les Annélides.



H. Chaumeton - Jacana

▲ *Les Némertiens (ici* **Tubulanus annulata***) sont presque tous marins et généralement très colorés ; ce sont des Acœlomates pourvus d'un système circulatoire clos.*

Embranchement des NÉMERTIENS

Classe des ANOPLES

- ○ *ordre des Paléonémertiens*
- ○ *ordre des Hétéronémertiens*

Classe des ÉNOPLES

- ○ *ordre des Hoplonémertiens*
- ○ *ordre des Bdellonémertiens*

Organisation générale

La *paroi du corps* est constituée par le tégument et par les couches musculaires qui forment dans leur ensemble un véritable sac musculo-cutané. Le tégument est constitué par un épithélium monostratifié, suivi par une couche d'épaisseur variable de tissu conjonctif : le *cutis*. En dessous du cutis se trouve l'ensemble musculaire, composé de deux ou trois couches fondamentales. Les formations musculaires principales sont complétées par d'autres formations secondaires représentées par des muscles radiaux et dorso-ventraux. L'espace compris entre le sac musculo-cutané et les organes internes est rempli par du tissu conjonctif d'épaisseur variable.

L'*appareil de la trompe*, caractéristique des Némertiens, comprend le *rhynchodeum* ou vestibule de la trompe, la trompe elle-même et sa gaine nommée *rhynchocœle*. Le rhynchodeum est une cavité plus ou moins développée chez les différentes espèces et revêtue par un épithélium cilié. Cette cavité s'ouvre à l'extrémité antérieure du corps, ce qui permet la dévagination de la trompe. Puis font suite le rhynchocœle et la trompe, qui sont deux tubes creux insérés l'un à l'intérieur de l'autre et séparés par un liquide. Les deux tubes sont réunis l'un à l'autre seulement en avant. La trompe est reliée à celui-ci en position distale par un muscle rétracteur.

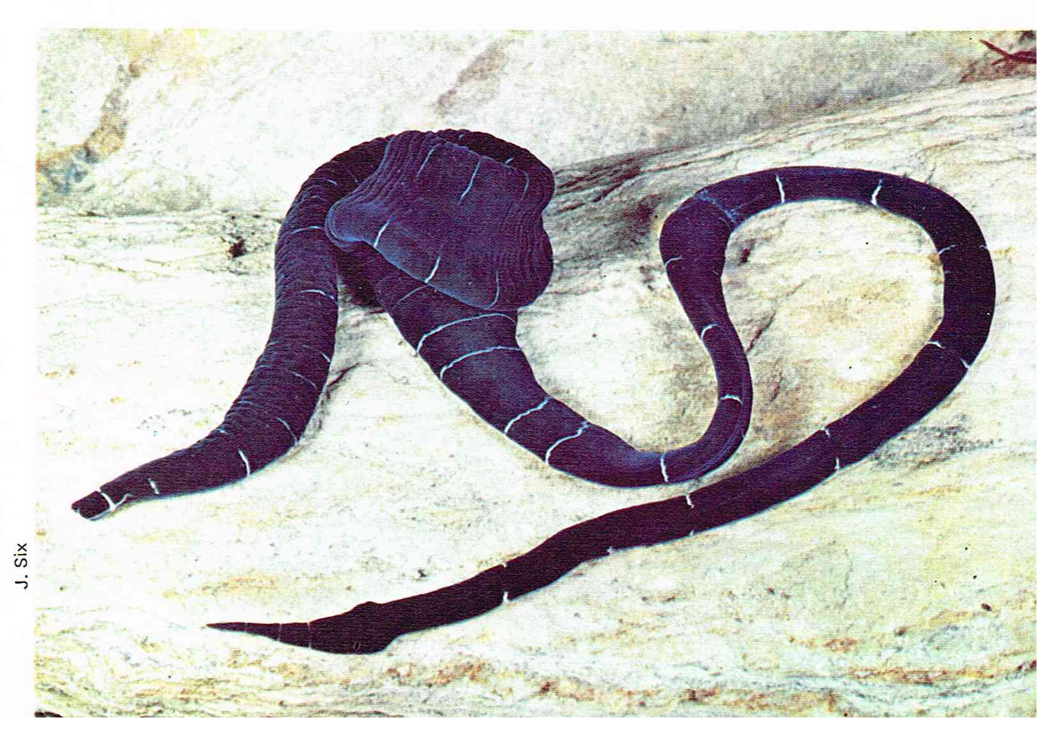
La trompe peut être inerme ou armée, mais elle est dans tous les cas un organe d'attaque et de défense. Dans le premier cas, il existe dans les parois de cet appendice des cellules à rhabdites. Dans le second, le fond de l'organe présente un stylet accompagné de stylets accessoires et associé à des glandes venimeuses.

L'*appareil digestif* comprend une bouche sub-ventrale à laquelle font suite un œsophage d'où se détache un cæcum postérieur, un estomac allongé présentant un court cæcum antérieur, un intestin moyen muni de petits cæcums latéraux, un court rectum et un anus. La nourriture diffère pour les formes larvaires et pour les adultes. Les larves pélagiques vivent aux dépens du phytoplancton. Les adultes sont strictement carnivores (Annélides, Mollusques et Crustacés) et sont capables d'ingérer des proies d'une taille supérieure à la leur.

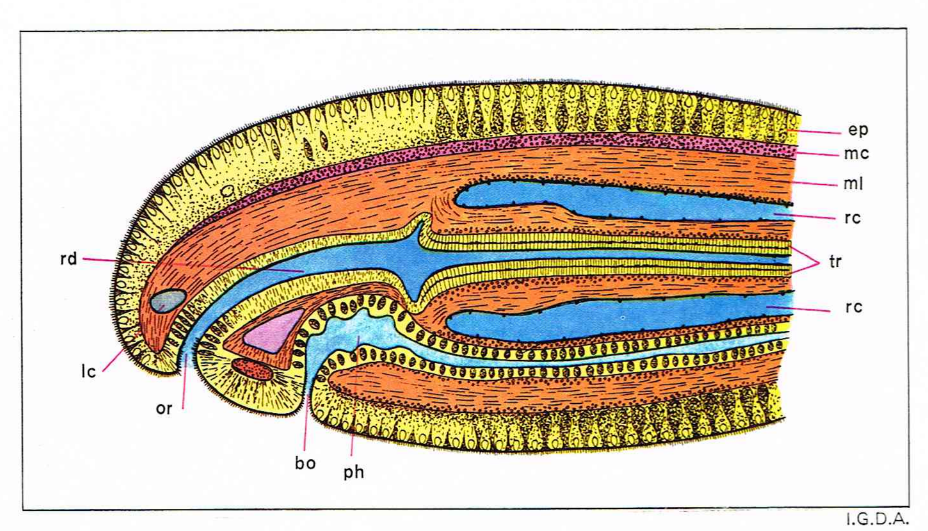
Le *système nerveux* comprend le cerveau et deux nerfs latéraux. Le cerveau est constitué par deux ganglions, liés entre eux par des commissures ventrale et dorsale. Il y a ainsi un anneau qui entoure non pas l'œsophage comme chez la plupart des Vers, mais la trompe. Les nerfs latéraux se rejoignent à l'extrémité postérieure du corps par une commissure anale. En outre, il existe souvent un nerf médio-dorsal, plus rarement un nerf médio-ventral.

Le long du corps des Némertiens sont localisés de nombreux organes des sens. Parmi les plus simples, nous citerons les fentes et les sillons céphaliques, les organes frontaux et latéraux et les bulbes sensoriels. Les *statocystes* sont des organes des sens plus complexes, ainsi que les yeux et les organes cérébraux. Les statocystes, généralement au nombre d'une seule paire, sont des vésicules situées sous le cerveau, et qui contiennent

▼ **Lineus geniculatus,** *un Némertien Anople.*



J. Six



I.G.D.A.

▲ *Coupe schématique sagittale de l'extrémité antérieure d'un Paléonémertien ; ep, épiderme ; mc, muscles circulaires ; ml, muscles longitudinaux ; rc, rhynchocœle ou gaine de la trompe ; tr, trompe ; ph, pharynx ; bo, bouche ; or, orifice du rhynchodeum ; lc, lacune céphalique ; rd, rhynchodeum ou vestibule de la trompe.*

chacune une ou plusieurs statolithes. Elles existent uniquement chez les Hoplonémertiens et chez les Paléonémertiens.

Les yeux sont présents chez la plupart des Némertiens et se trouvent aussi bien à l'extrémité céphalique que le long des nerfs latéraux, dans la région du tronc. Leur nombre peut être très élevé et ils tendent à se localiser sur le corps en deux groupes symétriques. Rarement superficiels, ils sont en général placés dans le cutis ou dans le parenchyme.

Il existe enfin deux organes cérébraux, hautement spécialisés, très caractéristiques des Némertiens. Ce sont des invaginations épithéliales tapissées de cellules sensorielles et glandulaires ; leur fonction est peut-être endocrinienne.

C'est dans l'embranchement des Némertiens qu'apparaît, pour la première fois dans le règne animal, un *système circulatoire clos*. Sa structure est très variable selon les ordres. Le type le plus simple est constitué par deux vaisseaux latéraux reliés par deux anastomoses, l'une postérieure, l'autre antérieure. Cette dernière est à son tour en communication avec une lacune céphalique. L'anastomose postérieure, dite anale, va ventralement à l'extrémité distale de l'appareil digestif. Le système circulatoire est plus compliqué quand il y a d'autres anastomoses et quand d'autres lacunes s'ajoutent à celle de la tête. Le type le plus complexe est formé par trois vaisseaux longitudinaux, deux latéraux et un dorsal. Dans les vaisseaux circule un liquide parfois coloré, qui contient des éléments figurés. La couleur du sang est due à la présence de pigments qui ont les caractères de l'hémoglobine. Le système circulatoire est en rapport étroit avec l'appareil excréteur.

Le type d'appareil excréteur le plus simple est constitué par deux protonéphridies tubulaires situées dans la région œsophagienne et qui s'ouvrent à l'extérieur par deux pores néphridiaux. La cellule flamme de chaque protonéphridie est en contact direct avec la paroi du vaisseau latéral de l'appareil circulatoire. Dans d'autres cas, on trouve, au lieu de deux protonéphridies seulement, de nombreux organes de ce genre qui aboutissent à un ou deux canaux collecteurs par lesquels les produits excrétés parviennent aux pores excréteurs.

Reproduction

La reproduction est sexuée et les sexes sont séparés. Les gonades sont localisées dans les espaces compris entre les diverticules intestinaux, ou le long du tube digestif, si les diverticules manquent. Les gonades sont de simples sacs limités par un épithélium monostratifié ; elles envoient leurs produits à l'extérieur par des oviductes ou des spermiductes, qui apparaissent lors de la maturité sexuelle et qui aboutissent à un pore génital.

La fécondation est généralement externe, et les éléments mûrs sont libérés dans l'eau. Les œufs peuvent être pondus isolés ou en petits groupes, ou encore être regroupés à l'intérieur d'un cocon. La segmentation de l'œuf fécondé est totale et de type spiral. Une fois atteint le stade de la *gastrula,* le développement peut se faire par voie directe ou indirecte. Dans le premier cas, il sort de l'œuf une jeune larve ovoïdale, ciliée, qui possède au pôle apical une touffe de cils. Dans le développement indirect, la gastrula prend la forme larvaire appelée *pilidium,* qui a l'aspect d'un petit casque conique recouvert de cils et pourvu à la base de deux oreillettes symétriques. Cette larve différenciera, en son intérieur, une petite Némerte.

Régénération : s'il subit une excitation brutale, mécanique ou chimique, le Ver se fragmente spontanément en tronçons. Par la suite, ceux-ci régénèrent chacun un individu complet, s'ils contiennent toutefois une petite partie du rhynchocœlome.

Les Némertiens sont divisés en deux classes, selon la position des cordons nerveux par rapport aux assises musculaires et aussi selon la structure de la trompe.

ANOPLA

La trompe est inerme et la bouche s'ouvre en arrière du cerveau. Le système nerveux central est inclus dans l'épaisseur de la paroi musculaire du corps ou se trouve sous le tégument. L'intestin est droit et parfois dépourvu de diverticules latéraux. Les Anoples sont divisés en deux ordres : *Paléonémertiens* et *Hétéronémertiens.*

ENOPLA

La trompe est armée et possède, sauf chez le petit groupe des Bdellonémertiens, un ou plusieurs stylets. La bouche s'ouvre en avant du cerveau. Le système nerveux central est inclus dans le parenchyme en dessous des couches musculaires de la paroi du corps. L'intestin est généralement pourvu de diverticules latéraux et parfois de cæcums. Les Énoples constituent deux ordres.

Les *Hoplonémertiens* sont divisés à leur tour en Polystylifères et Monostylifères, selon le nombre de stylets que porte leur trompe.

Les *Bdellonémertiens* ne possèdent pas de stylets sur leur trompe et sont représentés par l'unique genre des *Malacobdella.*

I.G.D.A.

▶ *Moitié de coupe transversale d'un Paléonémertien : cd, cordon nerveux dorsal ; tr, trompe ; rc, rhynchocœle ; mc, muscles circulaires ; de, derme ; ep, épiderme ; vl, vaisseau latéral ; cl, cordon nerveux latéral ; ml, muscles longitudinaux.*

BIBLIOGRAPHIE

GONTCHAROFF M., *Embranchement des Némertiens,* in GRASSÉ P. P., *Traité de zoologie,* t. 4, fasc. 1, p. 783-886, Paris, 1961.



G. Mazza

▲ *Les Nématodes se rencontrent dans des milieux divers : Mousses, Lichens, fonds des étangs, sables marins, et même dans le vinaigre, telles ces anguillules* (Turbatrix aceti) *; d'autres Nématodes sont des parasites.*

LES NÉMATHELMINTHES

Les Némathelminthes sont des organismes qui, du fait de la forme cylindrique de leur corps, sont appelés Vers cylindriques par opposition aux Plathelminthes, considérés comme des Vers plats. On y distingue deux classes : les Nématodes et les Gordiacés qui diffèrent essentiellement par leur cycle évolutif.

NEMATODA

Ce sont des Métazoaires, à symétrie bilatérale, généralement de petite taille, de forme cylindrique, filiforme ou fusiforme et revêtus d'une cuticule. Ils sont dépourvus de cellules ciliées. Ils vivent librement dans les mers, les eaux douces et le sol, ou comme commensaux ou parasites de plantes et d'Animaux.

Organisation générale

La *paroi du corps* est constituée par la cuticule, l'épiderme et une couche musculaire. La cuticule est formée par trois couches dont la plus externe contient une substance proche de la kératine.

La cuticule externe peut être lisse ou pourvue de différenciations superficielles : stries transversales, anneaux, crêtes longitudinales, épines, écailles, etc. Ces derniers caractères peuvent avoir une certaine importance en systématique. L'épiderme, ou hypoderme, fait suite à la cuticule et est constitué par une couche cellulaire qui, dans certains cas, et en particulier chez les grands Nématodes parasites, devient syncytiale. L'hypoderme s'épaissit en constituant quatre zones qui font saillie dans la cavité du pseudocœle pour former les champs (cordes) longitudinaux, un ventral, un dorsal et deux latéraux. En dessous de l'hypoderme se trouve la couche musculaire, qui est uniquement longitudinale. La cellule musculaire est constituée de deux parties, l'une fibrillaire, adossée à l'hypoderme, et l'autre cytoplasmatique, qui contient le noyau et fait saillie dans la cavité du corps. Bien que la musculature circulaire soit absente, il existe des muscles transversaux qui s'insèrent en général ventralement à côté de la corde médiane et sub-dorsalement près des cordes latérales. Il s'agit des muscles copulateurs, bursaux, vulvaires et anaux.

La *cavité du corps* se trouve entre la paroi et l'appareil digestif. Elle a reçu le nom de *pseudocœle*. Dans cette cavité, emplie d'un liquide, on trouve, surtout chez les espèces parasites, des cellules géantes ramifiées ou étoilées, qui ont une position bien définie par rapport aux cordes longitudinales. Ces cellules, dites pseudocœlocytes, ne sont jamais très nombreuses et semblent avoir une fonction d'oxydation.

L'*appareil digestif* commence par l'ouverture buccale, située à l'extrémité antérieure du corps, et se termine par l'ouverture anale qui, lorsqu'elle existe, est une fente transversale localisée à la face ventrale du corps. Dans la majorité des cas, la bouche est entourée par six lèvres,

EMBRANCHEMENT DES NÉMATHELMINTHES

Classe des Nématodes

☐ *Sous-classe des Adenophorea*

infra-classe des Chromadoria
infra-classe des Enoplia

☐ *Sous-classe des Secernentea*

- ○ *ordre des Rhabditida*
- ○ *ordre des Tylenchida*
- ○ *ordre des Strongylida*
- ○ *ordre des Oxyurida*
- ○ *ordre des Ascaridida*
- ○ *ordre des Spirurida*

Classe des Nématomorphes ou Gordiacés

- ○ *ordre des Gordioidea*
- ○ *ordre des Nectonematoidea*

parfois surmontées de protubérances qui, chez certaines espèces, ont un développement exceptionnel. Chaque lèvre porte une papille qui sert d'organe sensoriel et qui peut être parfois remplacée par une soie. A l'extérieur de ce premier anneau, il en existe un autre, constitué aussi par six papilles ou soies ayant toujours la même fonction. Puis fait suite une troisième série de quatre papilles ou soies, extérieures aux lèvres et dites céphaliques. Mais il peut y avoir de nombreuses variantes, qui consistent surtout en une réduction du nombre des lèvres et en une migration des papilles sensorielles des anneaux les plus extérieurs vers ceux qui sont les plus proches de l'ouverture buccale.

L'ouverture buccale communique avec le vestibule, cavité assez peu développée, délimitée par les faces internes des lèvres, suivie par une cavité allongée, le *protostoma*, qui communique avec la cavité suivante, généralement plus large que longue, le *telostoma*. Cet ensemble de chambres qui se succèdent selon un axe antéro-postérieur forme la capsule buccale; celle-ci, chez de nombreuses espèces, est constituée, plus simplement, par un tube allongé de diamètre constant.

La capsule buccale est suivie par l'œsophage ou pharynx qui présente de grandes différences de forme et de structure selon les groupes. Certains éléments sont cependant constants : ainsi, la structure triradiée de l'œsophage qui, en coupe transversale, est composé de trois secteurs, l'un dorsal et les deux autres sub-ventraux.

Chez certaines espèces parasites, la cavité de l'œsophage est incluse dans une ou deux rangées de cellules, les *stichocytes*, cellules glandulaires constituant le *stichosome*. L'œsophage communique par une valvule pharyngo-intestinale avec l'intestin, qui est un long tube séparé du rectum par une valve entourée d'un sphincter. Le rectum s'ouvre à l'anus qui correspond, chez le mâle, au cloaque.

L'*appareil excréteur* peut être de deux types : type simple et type en H ou tubulaire. Le premier type se rencontre chez la plupart des Nématodes marins libres. Il est constitué par une cellule glandulaire très allongée, dont le canal s'ouvre en avant, sur la ligne ventrale du corps, par un pore excréteur.

Le second type de système, tubulaire, est caractérisé par la présence de deux canaux longitudinaux qui courent à l'intérieur des deux lignes latérales. Ces canaux sont reliés par un autre canal médian, qui débouche ventralement par un pore excréteur. Généralement, les branches antérieures de l'H ainsi formé sont moins développées que les postérieures. Le type Ascaride, en U renversé, dériverait du type H par la réduction des conduits collecteurs antérieurs.

Le *système nerveux* est constitué par un anneau nerveux péri-œsophagien auquel sont associés des ganglions dont les plus importants sont une paire latérale et une paire ventrale. De l'anneau partent, vers l'avant, les nerfs innervant l'appareil sensoriel céphalique et, vers l'arrière, huit troncs nerveux dont les uns sont moteurs et les autres sensitifs.

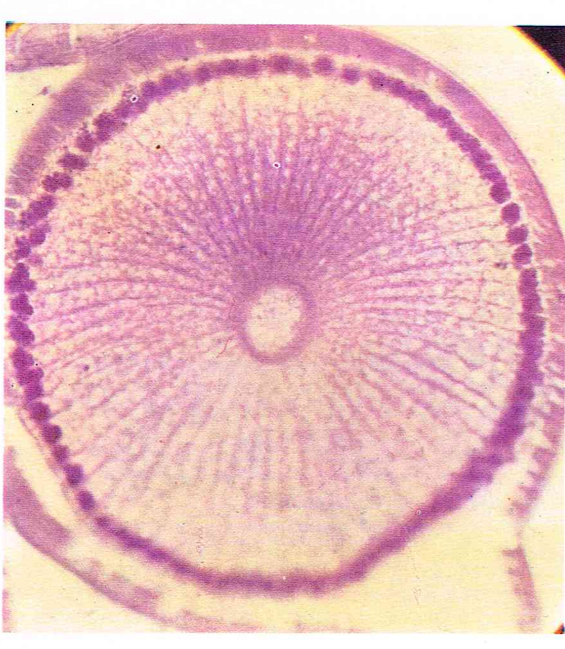
Les organes des sens sont essentiellement des soies et des papilles que l'on observe en nombre important chez les Nématodes libres.

Sur la tête, on trouve les papilles labiales et céphaliques et, dans la partie antérieure du corps, au nombre de deux, des papilles cervicales ou *deirides*, situées au niveau de chaque champ latéral; enfin, chez le mâle, il y a des papilles génitales sur la face ventrale de la queue. On suppose que toutes ces papilles sont tactiles.

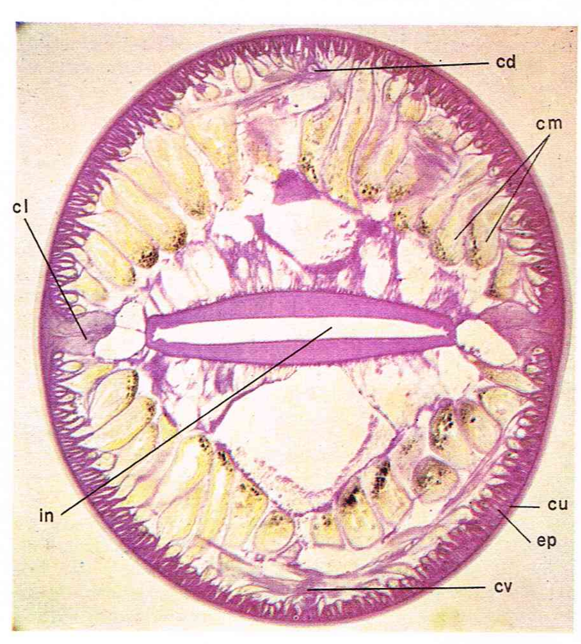
La tête porte également deux *amphides* latérales surtout développées chez les formes libres et qui auraient un rôle de chimiorécepteurs. Dans la partie postérieure du corps se trouve une paire de glandes unicellulaires, les *phasmides*, dont le canal s'ouvre de part et d'autre de la queue. Elles sont surtout bien développées chez les formes parasites.



I.G.D.A.

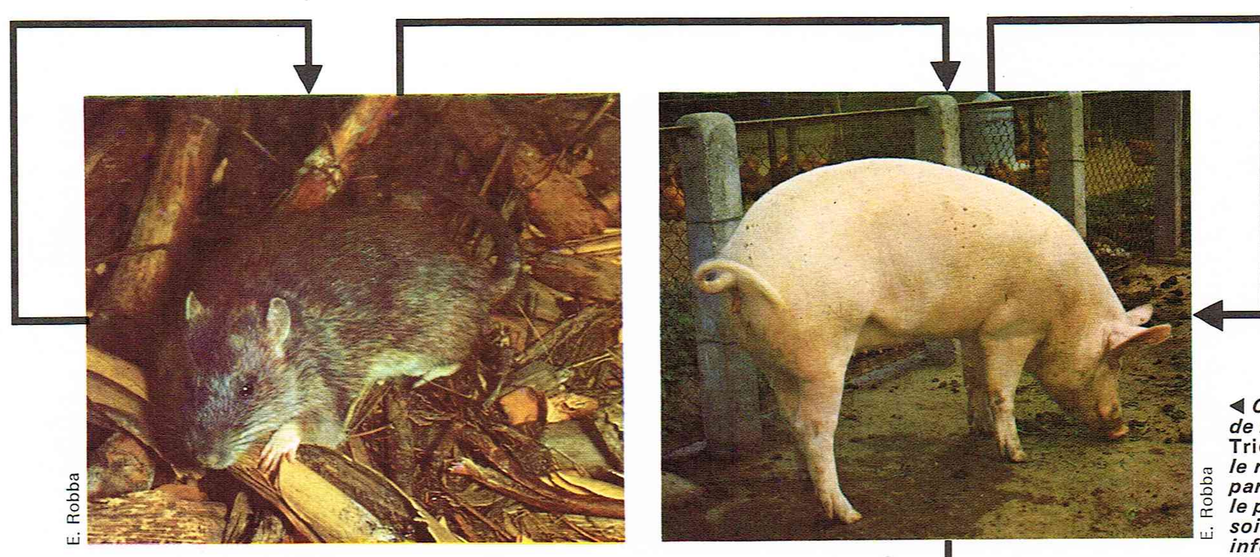


E. Robba



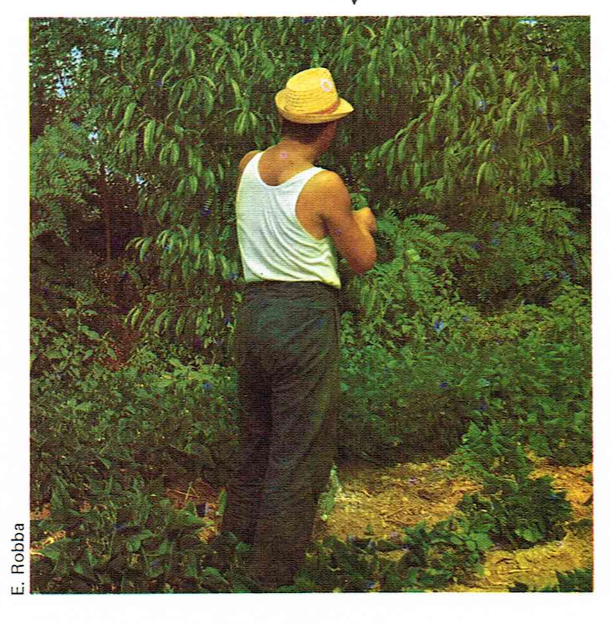
E. Robba

▼ *A gauche, schéma du système nerveux d'un Nématode* (Parascaris equorum). *1, ganglion nerveux péri-œsophagien; 2, pore excréteur; 3, cordons sublatéraux; 4, cordon dorsal; 5, commissures; 6, cordon ventral; 7, ganglion anal; 8, anus. Au milieu, vue microscopique de la coupe transversale d'un ovaire d'*Ascaris. *A droite, vue microscopique d'une coupe transversale d'*Ascaris. *cd, champ dorsal; cm, cellules musculaires; cu, cuticule; ep, épiderme; cv, champ ventral; in, intestin; cl, champ latéral.*



◀ *Cycle et principaux hôtes de la trichine,* **Trichinella spiralis :** *le rat s'infeste lui-même par son cannibalisme ; le porc absorbe le parasite, soit en mangeant des rats infestés, soit en ingérant des déchets d'abattoir, provenant d'autres porcs contaminés ; l'homme peut s'infester en mangeant de la viande de porc mal cuite.*

E. Robba



E. Robba

Appareil reproducteur. Mis à part quelques exceptions, les sexes sont séparés. L'appareil génital femelle est généralement constitué par deux gonades ou ovaires, qui se continuent par deux oviductes, se terminant souvent par une vésicule séminale où sont conservés les spermatozoïdes. Viennent ensuite deux utérus convergeant en un vagin impair qui s'ouvre par une petite fente vulvaire transversale, située sur la ligne médio-ventrale. L'appareil génital mâle compte aussi deux gonades mais, dans de nombreux cas, la gonade postérieure dégénère. Au testicule fait suite le gonoducte qui peut être différencié en plusieurs sections : un canal efférent, une vésicule séminale et un canal déférent dont la partie distale, à paroi très musculeuse, se différencie en un canal éjaculateur qui débouche dans le rectum. La plupart des Nématodes mâles possèdent un appareil copulateur, formé d'une paire de spicules contenus dans une poche dorsale. Chez les Strongylides, la cuticule s'élargit de part et d'autre du cloaque, pour former une bourse caudale.

Cycles biologiques

Chez les espèces de Nématodes vivant librement, le nombre d'œufs pondus par une femelle est généralement réduit, alors que chez les espèces parasites il est très élevé, de l'ordre de millions d'unités dans certains cas.

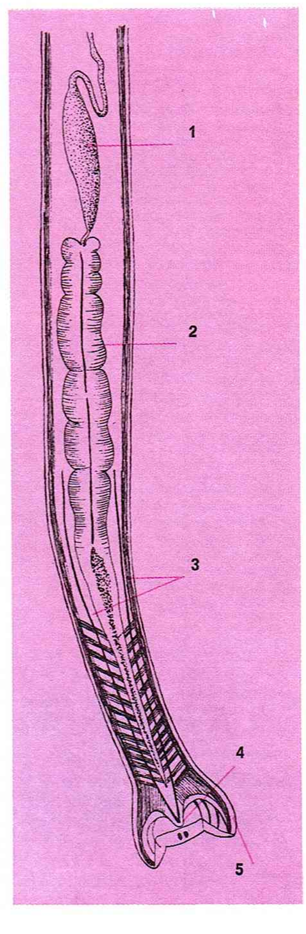
L'œuf, généralement ellipsoïdal ou sphéroïdal, est fécondé quand, après avoir traversé l'oviducte, il passe par la vésicule séminale, dans laquelle se trouvent les spermatozoïdes. Il se forme autour de l'œuf une membrane de fécondation qui a pour but d'empêcher l'entrée d'autres spermatozoïdes. Cette membrane, en particulier chez les espèces parasites, tend à avoir une épaisseur qui augmente, car il se dépose à sa face interne une ou plusieurs couches de substances protéiques. Il se forme ainsi une véritable coquille, parfois très consistante, et pourvue dans certains cas d'ornementations bien visibles. La segmentation de l'œuf peut avoir lieu directement à l'intérieur de la femelle ou après la ponte.

Le Nématode qui sort de l'œuf est le premier d'une série de quatre stades larvaires, lesquels se succèdent avec autant de mues. Les mues sont des processus nécessaires pour permettre à l'Animal de s'accroître, et consistent en l'élimination de toutes les structures cuticulaires rigides (c'est-à-dire la cuticule qui recouvre le corps et les revêtements de la capsule buccale, du pharynx, du rectum et du vagin), reconstituées ensuite. Chez les Nématodes, à la fin du développement embryonnaire, certains organes comme le pharynx et le système excréteur sont constitués par un nombre de cellules qui restera constant pendant toute la vie de l'individu. Ce phénomène, ou *eutélie,* rend pratiquement impossible chez ces Animaux les processus de régénération.

Les Nématodes phytophages présentent divers degrés de parasitisme depuis les ectoparasites jusqu'aux endoparasites qui se trouvent soit dans les parties aériennes du Végétal, soit dans les parties souterraines (racines ou organes souterrains à structure de tige). Chez les endoparasites, le cycle évolutif est généralement long et on observe souvent une seule génération annuelle. La conservation des espèces, en l'absence des plantes hôtes, est favorisée par des adaptations particulières, tel l'enkystement larvaire, qui peut être situé à un stade variable (L2, L3 ou L4), ou l'enkystement de la femelle adulte, que l'on trouve uniquement dans le genre *Heterodera,* enfin la protection de la ponte, les œufs étant émis dans un véritable sac protecteur, résistant à la dessiccation.

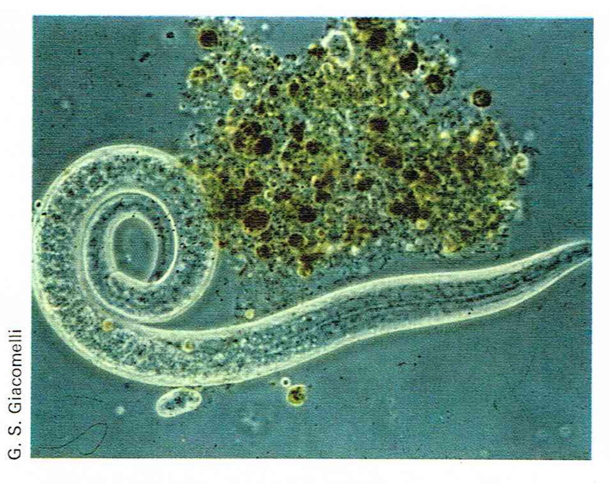
Les cycles des Nématodes parasites d'Invertébrés et de Vertébrés sont très variés et complexes, mais on peut mettre en évidence un certain nombre de lois générales. Alors que les Adenophorea peuvent être infestants à des stades variés, chez les Secernentea, c'est uniquement le troisième stade larvaire (même si le phénomène peut être masqué par des adaptations secondaires) qui est infestant pour l'hôte définitif. On peut distinguer également l'hôte intermédiaire, qui s'infeste avec le premier ou le deuxième stade et chez lequel la larve subit un développement indispensable à son cycle. Par contre, l'hôte d'encapsulement (ou hôte d'attente) s'infeste avec le troisième

▼ *Extrémité caudale du mâle d'***Ancylostoma duodenale,** *parasite vivant dans l'intestin grêle de l'homme : 1, vésicule séminale ; 2, canal éjaculateur ; 3, spicules rétractés ; 4, anus ; 5, bourse caudale.*



I.G.D.A.

▶ *Un Nématode microscopique vivant dans les eaux saumâtres.*



G. S. Giacomelli

stade. La larve n'y subit pas de développement. L'hôte forme autour de la larve une réaction conjonctive et celle-ci, encapsulée, ne se développera que lorsqu'elle rencontrera un hôte favorable pour devenir adulte. L'hôte d'attente ne joue donc qu'un rôle facultatif dans le cycle évolutif. Les cycles ne comportant qu'un seul hôte sont dits monoxènes par opposition aux cycles hétéroxènes qui demandent plusieurs hôtes pour pouvoir s'accomplir. Les larves infestantes qui arrivent chez l'hôte définitif ne se dirigent pas toujours directement vers l'organe où elles deviendront adultes, mais subissent très fréquemment des migrations complexes.

Chez la majorité des espèces, le dimorphisme sexuel est très accentué. Le mâle est plus petit que la femelle et en diffère par la présence de caractères morphologiques particuliers (courbure caudale, organes copulateurs). Cependant, certaines espèces sont formées presque exclusivement d'individus à morphologie femelle. Elles se reproduisent alors par voie parthénogénétique ou grâce au fonctionnement hermaphrodite de leur gonade, les éléments mâles apparaissant avant les éléments femelles. Enfin, on a signalé de nombreux cas d'intersexués. Il s'agit le plus souvent d'individus dont la glande génitale est de type femelle, mais qui possèdent certains caractères mâles plus ou moins développés (papilles, spicules, musculature). Dans certains cas, il y a alternance de générations, ce qui présente la possibilité pour une espèce donnée d'effectuer son développement dans des conditions très différentes et de parvenir à l'état adulte sous des formes diverses, en rapport avec ces conditions. Ainsi, une même espèce fournira des adultes libres et des adultes parasites. Ces deux formes peuvent alterner de façon plus ou moins régulière d'une génération à la suivante.

Écologie

Les Nématodes colonisent les milieux les plus divers : on en observe en effet dans les Mousses, les Lichens, dans le sable marin, sur les fonds vaseux des étangs, et même dans les eaux saumâtres.

D'innombrables espèces sont parasites d'Animaux et de plantes, et certaines comptent parmi les parasites les plus communs et parfois les plus dangereux de l'homme. Les Nématodes ont généralement une grande résistance aux variations du milieu et réussissent parfois à survivre longtemps dans des conditions très défavorables.

SYSTÉMATIQUE

La systématique des Nématodes est fondée essentiellement sur les différences de l'œsophage, sur les caractères des structures céphaliques et des appareils reproducteurs mâle et femelle, et sur la connaissance des cycles biologiques. Enfin, la présence ou l'absence de phasmides a permis de séparer les Nématodes en deux sous-classes : les *Adenophorea* (ou Aphasmidiens) et les *Secernentea* (ou Phasmidiens).

Nous traiterons ici seulement les principales familles et en particulier celles qui comprennent des parasites de l'homme, des Animaux domestiques et des plantes cultivées.

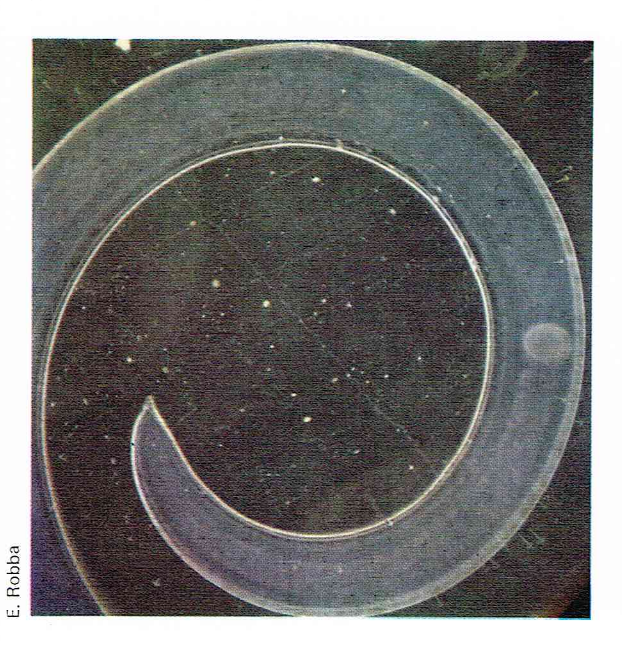
Sous-classe des Adenophorea

Ils sont divisés en deux infra-classes : les *Chromadoria,* qui ne renferment que des Nématodes libres, et les *Enoplia,* qui sont soit libres, soit parasites. Nous ne traiterons que des représentants de la seconde.

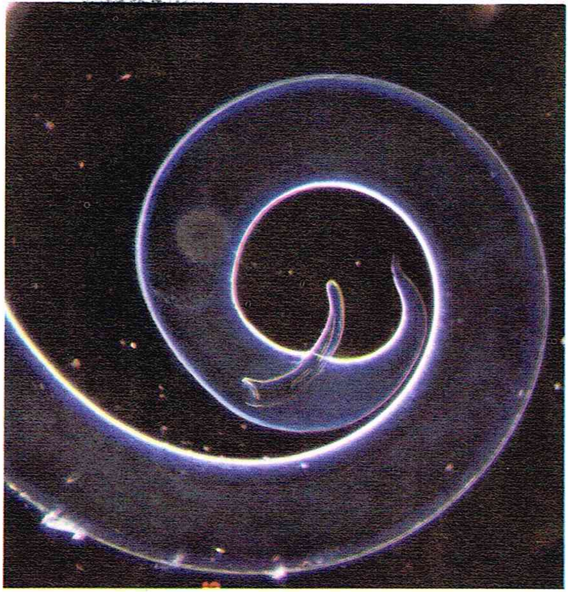
La famille des **Mermithidés** comprend un grand nombre de genres qui peuvent évoluer chez divers Invertébrés, le plus souvent des Insectes. Ainsi, *Paramermis contorta,* parasite des larves de chironomes. Les individus muent avant de quitter l'hôte par l'anus ou en perforant les téguments, s'enfoncent dans la vase, s'accouplent, puis les femelles pondent. Les œufs éclosent au bout de quelques semaines, les larves nagent à la recherche de jeunes larves de chironomes dans lesquelles elles pénètrent par voie tégumentaire.

Les **Trichuridés** et les **Trichinellidés** sont des Animaux parasites de Vertébrés. Ils sont pourvus, au moins à l'état larvaire, d'un stylet buccal et possèdent un ou deux stichosomes. *Trichuris trichiura* (Trichuridés) est une espèce cosmopolite. La femelle atteint au maximum 5 cm de longueur, alors que le mâle est légèrement plus petit et diffère par l'extrémité postérieure de son corps, qui est recourbée et pourvue d'un spicule. Chez les deux sexes, la partie antérieure du corps est filiforme et contraste nettement avec la partie postérieure, gonflée, qui contient

▶ *Chez* **Paramermis contorta** *comme chez de nombreux autres Nématodes, le dimorphisme sexuel est accentué ; extrémité postérieure de la femelle, à gauche, et du mâle, à droite ; le spicule du mâle est bien visible.*



E. Robba



E. Robba

l'appareil génital. Ces parasites vivent dans le gros intestin et dans le rectum de l'homme, fixés par leur partie antérieure. Le cycle évolutif est direct. Les œufs sont émis avec les fèces. L'embryon commence son développement à l'intérieur de l'œuf dans le milieu extérieur. L'homme s'infeste en ingérant des aliments souillés. Les œufs éclosent au début de l'intestin grêle et les larves accomplissent en quelques semaines toute leur évolution dans l'intestin, avant de se fixer à leur emplacement définitif. Les troubles produits par le parasite sont particulièrement graves quand l'infestation est massive. Dans ces cas, on observe de l'anémie par suite des lésions provoquées à la muqueuse intestinale par la fixation du Nématode, ainsi que de la diarrhée chronique, des nausées et de l'insomnie. La prophylaxie consiste surtout à éviter autant que possible la contamination du sol et des eaux par les fèces contenant les œufs du parasite.

La famille des **Trichinellidés** est caractérisée par le fait que le développement larvaire débute obligatoirement chez l'hôte qui héberge les adultes. *Trichinella spiralis* parasite l'homme et un grand nombre de Mammifères carnivores et omnivores, parmi lesquels le chat, le chien et le porc sont les plus fréquemment atteints. Les adultes des deux sexes vivent dans la lumière de l'intestin grêle et leur longévité ne dépasse pas quelques semaines. Après la fécondation, les femelles ovovivipares pénètrent dans la paroi intestinale, où elles pondent des larves L1. Par la voie lymphatique ou sanguine, les larves sont répandues dans tous les organes, mais elles se développent de préférence dans les muscles striés. Les hôtes s'infestent soit par cannibalisme (lorsque le porc mange de la viande de porc), soit en consommant de la viande de Mammifères d'espèces différentes (ainsi l'homme, en mangeant de la viande de porc mal cuite). Les troubles provoqués chez l'homme par la trichine sont de différentes natures. Les adultes du parasite, qui s'installent dans la muqueuse intestinale, provoquent d'intenses douleurs abdominales, des diarrhées, des nausées et des vomissements. La migration des larves dans le torrent sanguin et leur enkystement dans les tissus aboutit à l'apparition de douleurs musculaires de type rhumatismal, de fièvre, de délire, d'œdèmes et d'hypertension.

Sous-classe des Secernentea

Elle comprend six ordres : Rhabditida, Tylenchida, Strongylida, Oxyurida, Ascaridida et Spirurida.

Ordre des Rhabditida

Ce sont des Sécernentes dépourvus de stylet buccal, ayant un œsophage divisé d'avant en arrière en trois parties : corpus, isthme et région bulbaire. Les amphides sont petites et en forme de poche. La plupart de ces Nématodes sont saprophages, mais dans de nombreuses familles on trouve des formes parasites d'Insectes. Les Rhabdiasidés sont des parasites de Batraciens et de Reptiles présentant une alternance de générations.

Dans la famille des **Néoplectanidés**, citons l'espèce *Neoplectana glaseri*, qui a fait l'objet de tentatives d'utilisation dans la lutte contre les Insectes nuisibles.

La famille des **Strongyloïdidés** présente aussi une alternance de générations. Dans ce cas, les mâles et les femelles libres sont dits « stercoraux ». *Strongyloides stercoralis*, qui est agent de la diarrhée tropicale humaine, peut accomplir son cycle biologique aussi bien à l'intérieur du corps qu'à l'extérieur. Dans la paroi intestinale de l'homme vivent uniquement des femelles parthénogénétiques. Les œufs sont émis avec les fèces. Dans certains cas, les larves évoluent jusqu'au troisième stade, puis pénètrent dans l'organisme à travers l'épiderme et redonnent des femelles parthénogénétiques.

Dans d'autres cas, les larves livrent des adultes mâles et femelles qui s'accouplent; les femelles pondent, les œufs éclosent et produisent des larves qui, à l'état libre, se développent jusqu'au troisième stade, qui devient infestant. Enfin, dans certains cas, il existe une auto-infestation de l'hôte, les larves accomplissant toute leur évolution dans son organisme.

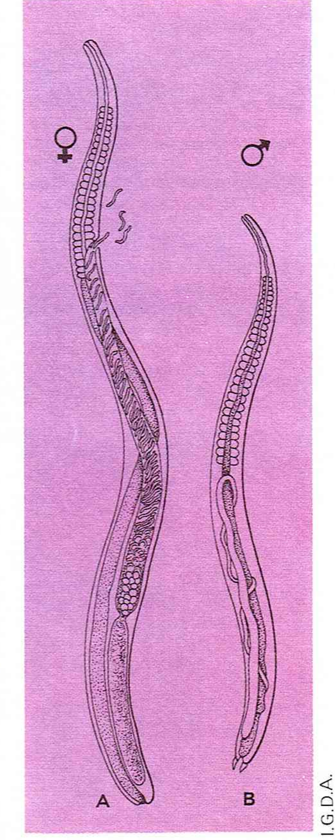
La famille des **Céphalobidés** se rencontre dans des milieux très divers, mais ses représentants sont en général saprophages. Les propriétés de leur cuticule leur permettent des habitats aussi spécialisés que celui de la classique anguillule du vinaigre, *Turbatrix aceti*, qui ne vit que dans ce milieu et aux dépens des Bactéries qui s'y trouvent.

Ordre des Tylenchida

Ce sont des Sécernentes de petite taille, armés d'un stylet buccal protractile et dont l'œsophage comprend un bulbe médian valvulaire et une région postérieure glandulaire. La plupart sont phytoparasites.

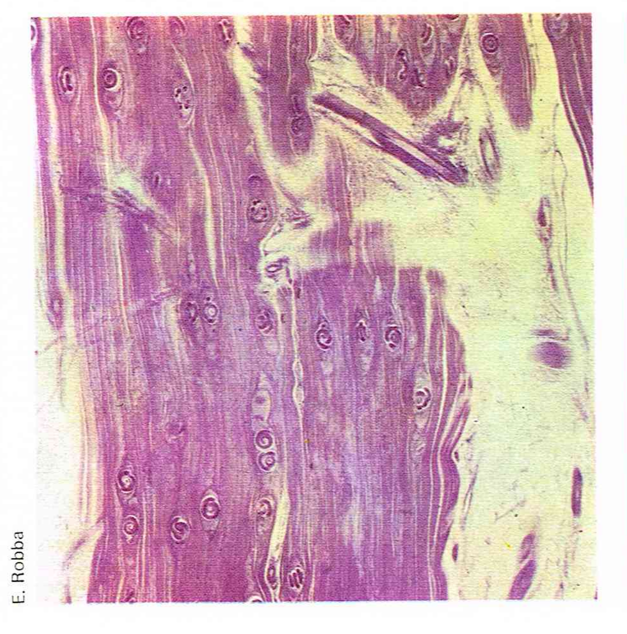
Chez les **Tylenchidés**, *Ditylenchus dipsaci* ou anguillule des tiges et des bulbes est une espèce très polyphage que l'on rencontre sur un nombre considérable de cultures (seigle, avoine, trèfle, luzerne...). Le parasite se développe dans le sol et, à l'état de larve, il pénètre dans les jeunes plantes par les racines ou la base de la tige, dans laquelle il émigre ensuite pour aller dans les feuilles ou les graines. Les femelles fécondées pondent leurs œufs au sommet des tiges ou des feuilles : les œufs, qui contiennent les embryons du Nématode, tombent sur le sol et le cycle recommence. L'attaque du parasite aboutit à d'importantes lésions des feuilles, et par conséquent de toute la plante, qui voit son développement contrarié et dont la production de graines est très diminuée.

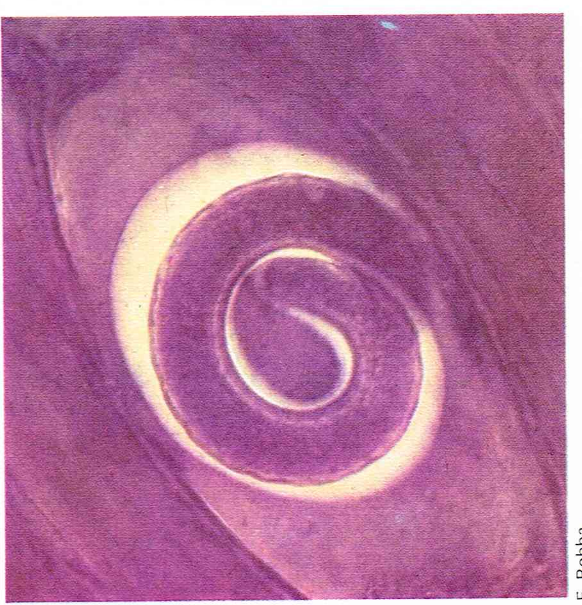
Chez les **Hétérodéridés**, citons le genre *Heterodera*, parasite des racines (tomate, betterave, pomme de



I.G.D.A.

▲ **Trichinella spiralis**; *la femelle (A) est plus grande que le mâle (B); ce caractère est courant chez la plupart des Nématodes.*

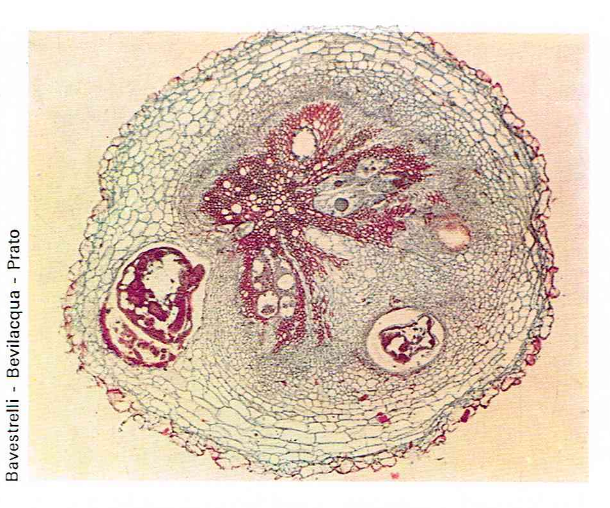

E. Robba


E. Robba

◀ *Les larves de trichine* **(Trichinella spiralis)** *s'enkystent de préférence dans les muscles striés de l'hôte et provoquent des douleurs musculaires; les adultes vivent dans l'intestin grêle; à gauche, muscle parasité par de nombreuses trichines; à droite, détail de la larve enkystée.*

▶ *Certains Nématodes appartenant à l'ordre des Tylenchida sont des phytoparasites, tel* Heterodera radicicola *qui se fixe à l'état larvaire sur des radicelles dont il lèse les tissus (à gauche). Adulte mâle d'*Ancylostoma duodenale *; la bourse caudale et les spicules sont visibles (à droite).*

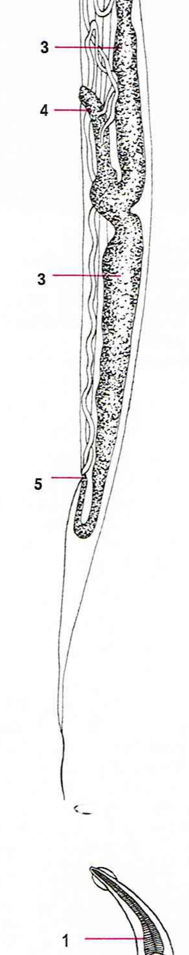
▼ Enterobius vermicularis : *individu femelle en haut et mâle en bas ; 1, œsophage ; 2, intestin ; 3, utérus ; 4, vagin ; 5, anus.*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



I.G.D.A.

terre...). La femelle se fixe à l'état larvaire sur une radicelle, puis est fécondée par un mâle errant. Elle grossit considérablement et des milliers de larves se forment à son intérieur qui, libérées, se répandent dans le sol et infestent de nouvelles racines.

Ordre des Strongylida

Ce sont des Sécernentes dépourvus de stylet buccal. Ils se reconnaissent aisément grâce à la bourse caudale du mâle. Ce sont des parasites de tous les Vertébrés, mais très rarement des Sélaciens et des Poissons. Le cycle est monoxène.

La famille des **Ancylostomatidés** comprend deux importants parasites de l'homme : *Necator americanus* et *Ancylostoma duodenale,* dont le cycle biologique est pratiquement identique. On les rencontre dans tous les pays tropicaux, où les conditions du sol, de la température et de l'humidité sont favorables au développement des larves, mais seul *A. duodenale* existe dans les districts miniers d'Europe. *A. duodenale* a une taille légèrement supérieure à celle de *Necator*. La capsule buccale porte sur sa face ventrale antérieure deux paires de dents en forme de crochet, remplacées chez *Necator* par deux lames tranchantes. Les adultes vivent dans l'intestin grêle. Les œufs sont expulsés avec les selles et éclosent un ou deux jours plus tard dans le milieu extérieur. Les deux premières mues ont lieu, mais le troisième stade, infestant, conserve la mue précédente et, pour poursuivre son développement, doit passer chez l'hôte définitif. La pénétration se fait généralement à travers la peau. Puis les larves sont transportées par le torrent sanguin jusqu'aux poumons, pénètrent dans les alvéoles, et de là passent dans la trachée et dans l'œsophage ; enfin, elles se fixent dans le duodénum et l'intestin.

L'ankylostomiase ou anémie tropicale peut être déterminée aussi bien par le nécator que par l'ankylostome. Cette maladie peut être mortelle non du fait du parasite lui-même, mais parce que le sujet très parasité est fragile et succombe facilement à des maladies de carence ou à des infections.

Ordre des Oxyurida

Ce sont des Sécernentes sans stylet buccal. Les papilles cloacales du mâle sont en nombre réduit. Il n'y a généralement qu'un seul spicule. Ce sont des parasites d'Invertébrés ou de Vertébrés (essentiellement Amphibiens, Reptiles et Mammifères). Le cycle est monoxène et les deux premières mues s'effectuent à l'intérieur de l'œuf.

Dand la famille des **Oxyuridés,** *Enterobius vermicularis* est un oxyure très banal de l'homme et plus particulièrement des enfants. Le sujet neuf s'infeste en ingérant quelques œufs, probablement en portant ses mains sales à la bouche. Les œufs libèrent les L3 dans le duodénum. Celles-ci deviennent adultes dans le rectum. Les femelles mûres migrent alors dans le rectum, franchissent le sphincter anal et éclatent sur la marge de l'anus en libérant plusieurs centaines d'œufs qui sont tous au même stade de développement et deviennent rapidement infestants. Les femelles mûres sortent à l'extérieur, en particulier la nuit, et provoquent un intense prurit anal qui fait que l'individu infesté se gratte plus ou moins consciemment pendant le premier sommeil. Les œufs infestants s'accumulent alors sur les doigts et sous les ongles, et l'auto-infestation a lieu lorsque le sujet porte ses mains à la bouche. On peut donc admettre qu'après une première infestation d'origine étrangère, généralement faible, peuvent se produire des auto-infestations massives.

Ordre des Ascaridida

Ce sont des Sécernentes sans stylet buccal, de taille assez grande, caractérisés par la présence de trois lèvres. Ils sont parasites de l'intestin des Vertébrés. A l'exception des Subuluroïdes, la vie préinfestante ne s'effectue pas entièrement chez l'hôte intermédiaire.

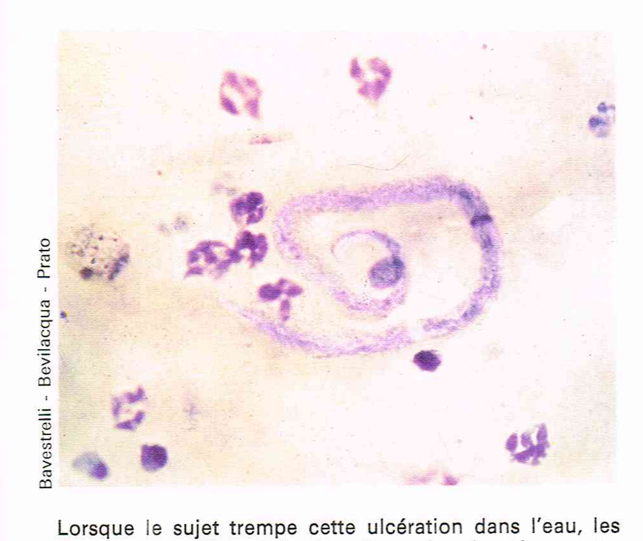
Dans la famille des **Ascarididés,** l'espèce *Toxocara canis* est parasite du chien domestique. L'infestation prénatale, par migration des larves à travers le placenta, semble le mode de contamination le plus fréquent et ce sont les chiots qui sont généralement les plus infestés. Le cycle peut être monoxène (l'hôte définitif jouant alors le rôle d'hôte intermédiaire) ou hétéroxène. Dans ce dernier cas, l'homme peut s'infester en ingérant des œufs d'ascarides du chien.

Ascaris lumbricoides est un parasite de grande taille (15 cm chez le mâle, 25 cm chez la femelle) que l'on rencontre chez l'homme, mais aussi chez les grands Primates. Il vit dans l'intestin grêle et émigre facilement dans différents organes. Les œufs, rejetés dans les selles, achèvent leur développement à l'extérieur. Lorsqu'ils sont ingérés par l'homme avec les aliments, l'eau ou même la poussière, ils éclosent dans l'estomac. Les larves traversent les parois du tube digestif et émigrent dans les poumons. La deuxième mue s'effectue dans les alvéoles pulmonaires, puis les larves montent dans la trachée, gagnent le pharynx, sont dégluties et parviennent enfin dans le tube digestif, où s'achève le développement. Parmi les helminthiases de nos pays, l'ascaridiose est celle qui est le plus mal supportée et qui cause le plus d'accidents.

Ordre des Spirurida

Ce sont des Sécernentes dépourvus de stylet buccal. La tête est à symétrie bilatérale. Ils sont, à l'état adulte, parasites de la partie antérieure du tube digestif (œsophage, estomac, rarement duodénum) ou des tissus des Vertébrés. Le cycle est toujours hétéroxène et l'hôte intermédiaire presque constamment un Arthropode. La vie préinfestante s'effectue entièrement chez l'hôte intermédiaire.

Dans la famille des **Dracunculidés,** la « filaire de Médine » *(Dracunculus medinensis)* est un parasite de l'homme, largement réparti en Afrique tropicale. Les femelles mesurent parfois plus de 1 m de long pour 2 mm de diamètre. Les mâles n'atteignent que 2 cm environ. Les œufs évoluent jusqu'au premier stade larvaire dans le corps de la femelle. Celle-ci vient se placer sous la peau de l'hôte, généralement aux membres inférieurs, et forme une petite ulcération cutanée.


Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

Lorsque le sujet trempe cette ulcération dans l'eau, les tissus se ramollissent. La femelle perfore les téguments ; son utérus s'évagine à l'extérieur et se rompt en libérant des larves qui poursuivront leur développement chez un *Cyclops :* l'homme s'infeste en buvant de l'eau contenant des *Cyclops* parasités. Les adultes jeunes habitent surtout le mésentère, où la copulation s'accomplit. Le mâle meurt et la femelle arrive sous la peau après un an environ d'évolution. Les troubles provoqués par le parasite sont essentiellement de violentes réactions allergiques qui se manifestent par des migraines, des nausées et des vomissements.

La famille des **Onchocercidés** forme un vaste groupe chez lequel on rencontre les genres les plus importants en pathologie humaine et en particulier *Wuchereria* et *Onchocerca*. *Wuchereria bancrofti* ou filaire de Bancroft, adulte, vit dans le système lymphatique, en amont des ganglions. Le mâle mesure environ 4 cm et la femelle 15 cm. Les microfilaires (ou larves) vivent dans le sang et sont de cent à quatre cents fois plus nombreuses la nuit que le jour dans le sang périphérique. Les hôtes intermédiaires sont des moustiques Culicidés qui s'infestent en piquant l'homme. Les microfilaires poursuivent leur évolution dans l'hémocœle de l'Insecte, puis dans les muscles du thorax et parviennent dans les glandes salivaires et la trompe. La libération des larves a lieu au moment de la piqûre. Elles sont déposées à la surface de la peau et pénètrent activement dans les tissus. Elles vont alors dans le système lymphatique, où elles achèvent leur développement. La filaire de Bancroft détermine la filariose lymphatique. C'est une maladie très répandue dans les régions chaudes, qui peut provoquer parfois une hypertrophie des membres inférieurs et de l'appareil génital masculin, par engorgement des voies lymphatiques. On parle alors d'éléphantiasis. *Onchocerca volvulus* est un peu plus petit que l'espèce précédente. Les microfilaires se trouvent dans le tissu conjonctif sous-cutané ou dans les ganglions lymphatiques. De plus, elles se concentrent dans les zones cutanées éclairées intensément. Les hôtes intermédiaires sont des Diptères du genre *Simulium*. Au moment de la piqûre de ces Insectes, les tissus du derme de l'hôte sont dilacérés et les microfilaires aspirées. L'évolution chez le Diptère est la même que pour *Wuchereria*.

L'onchocercose sévit de façon endémique sur deux grands foyers, en Afrique (surtout équatoriale et orientale) et en Amérique (Guatemala, Mexique). Elle provoque des tumeurs sous-cutanées. La maladie est grave, car les microfilaires déterminent des troubles oculaires pouvant aller jusqu'à la cécité.

◀ ***Frottis sanguin montrant une larve microfilaire de* Dirofilaria immitis *qui vit dans le sang du chien.***

NEMATOMORPHA OU GORDIACÉS

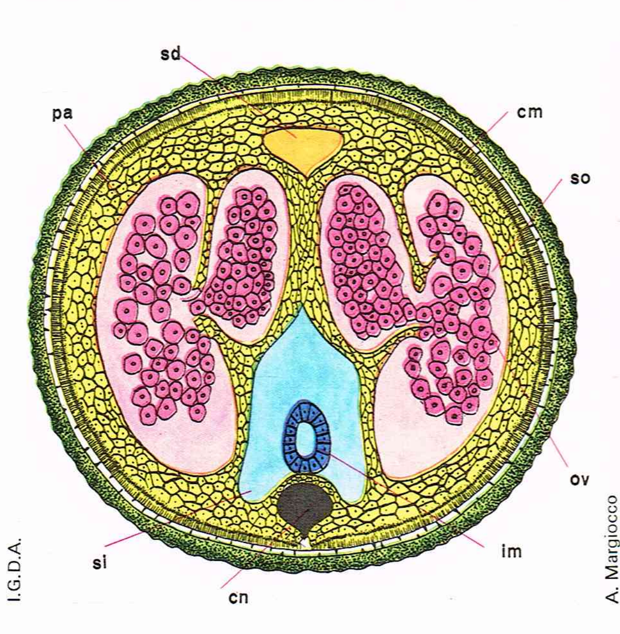
Les Nématomorphes sont des Vers filiformes qui mènent à l'état adulte une vie libre dans l'eau, alors qu'ils sont endoparasites d'Arthropodes lors de leurs stades juvéniles. Leur corps est très allongé et très fin. L'épiderme est dépourvu de champs latéraux. Il n'existe pas d'appareil respiratoire, ni d'appareil circulatoire ou excréteur. On les rencontre, pendant la belle saison, dans les sources ou les torrents de montagne, les ruisseaux et les mares.

La *paroi du corps* est constituée par une cuticule, un épiderme et une couche musculaire. La cuticule est épaisse, résistante. Sa couche externe est souvent pourvue de saillies, ou aréoles, dont la forme, la disposition et les dimensions fournissent de bons caractères taxonomiques. L'épiderme est monostratifié. La musculature est constituée uniquement par des fibres longitudinales, excepté dans la région cloacale, où existent des fibres circulaires et radiées.

Le *parenchyme*. Entre la paroi du corps et l'appareil digestif se trouve une cavité pseudocœlomique, creusée de cavités longitudinales, deux latérales correspondant aux cavités gonadiales, et une médiane à l'intérieur de laquelle se trouve le tube digestif.

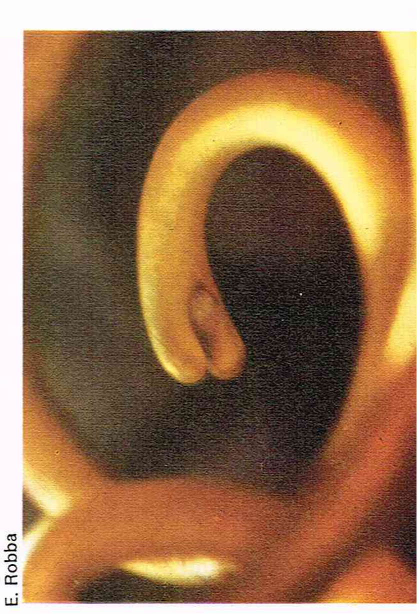
L'*appareil digestif* est toujours plus ou moins atrophié, et, en tout cas, sa structure est très simple. L'ouverture buccale, qui est localisée quand elle existe à l'extrémité antérieure du corps ou ventralement par rapport à celui-ci, est suivie par un pharynx et par un intestin, simple tube qui débouche dans le cloaque. Cependant, les adultes paraissent ne pas ingérer d'aliments. Les substances nutritives seraient absorbées par la surface de leur corps.

Le *système nerveux* consiste principalement en une masse cérébrale, située à l'extrémité antérieure du corps, et en un cordon nerveux ventral. Les nerfs secondaires

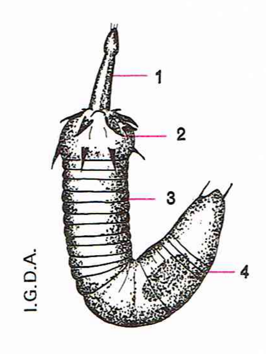


I.G.D.A.


A. Margiocco


E. Robba

▼ ***A gauche, coupe transversale d'un adulte femelle de* Parachordodes tolosanus *(Nématomorphe) ; sd, sinus dorsal ; cm, couche musculaire ; so, sinus ovarien ; ov, ovaire ; im, intestin moyen ; cn, cordon nerveux ; si, sinus intestinal ; pa, parenchyme. Au milieu, individu adulte de* Gordius aquaticus, *Nématomorphe commun dans les milieux aquatiques. A droite, extrémité postérieure bilobée d'un mâle de* Gordius aquaticus.**



▲ *Larve de* **Gordius aquaticus,** *1, trompe; 2, région du cou; 3, partie antérieure du corps; 4, partie postérieure du corps.*

▼ *Un certain nombre de maladies dues à des Nématodes parasites sévissent en Afrique où elles peuvent être contractées en buvant de l'eau souillée ou par des piqûres d'Insectes.*

innervent la musculature, l'épiderme ainsi que l'appareil reproducteur.

L'appareil reproducteur. Les sexes sont séparés; les mâles possèdent deux testicules, dont chacun aboutit par un spermiducte au cloaque. Les Nématomorphes ne possèdent pas de spicules, mais il peut exister dans le cloaque des piquants ou des soies. L'appareil génital femelle comporte deux ovaires, deux courts oviductes, puis un atrium génital dans lequel s'ouvre un réceptacle séminal médian. Ce dernier communique avec le cloaque.

Cycle biologique. Les mâles et les femelles mûrs vivent librement dans l'eau, où a lieu la copulation et la ponte. Ils peuvent former des pelotons enchevêtrés (d'où le nom de la classe en référence au nœud gordien). A l'éclosion, la larve tombe sur le fond et quelquefois s'enkyste; parfois il existe un hôte intermédiaire mangeant le kyste ou bien la larve pénètre dans l'hôte. Cette pénétration lui est facilitée par la présence d'un appareil perforant céphalique, composé de trois stylets. Lorsque la larve a terminé son développement, elle quitte l'hôte en perçant le tégument de celui-ci, généralement au voisinage de l'anus. Cette sortie s'effectue lorsque l'hôte vient au contact de l'eau.

SYSTÉMATIQUE

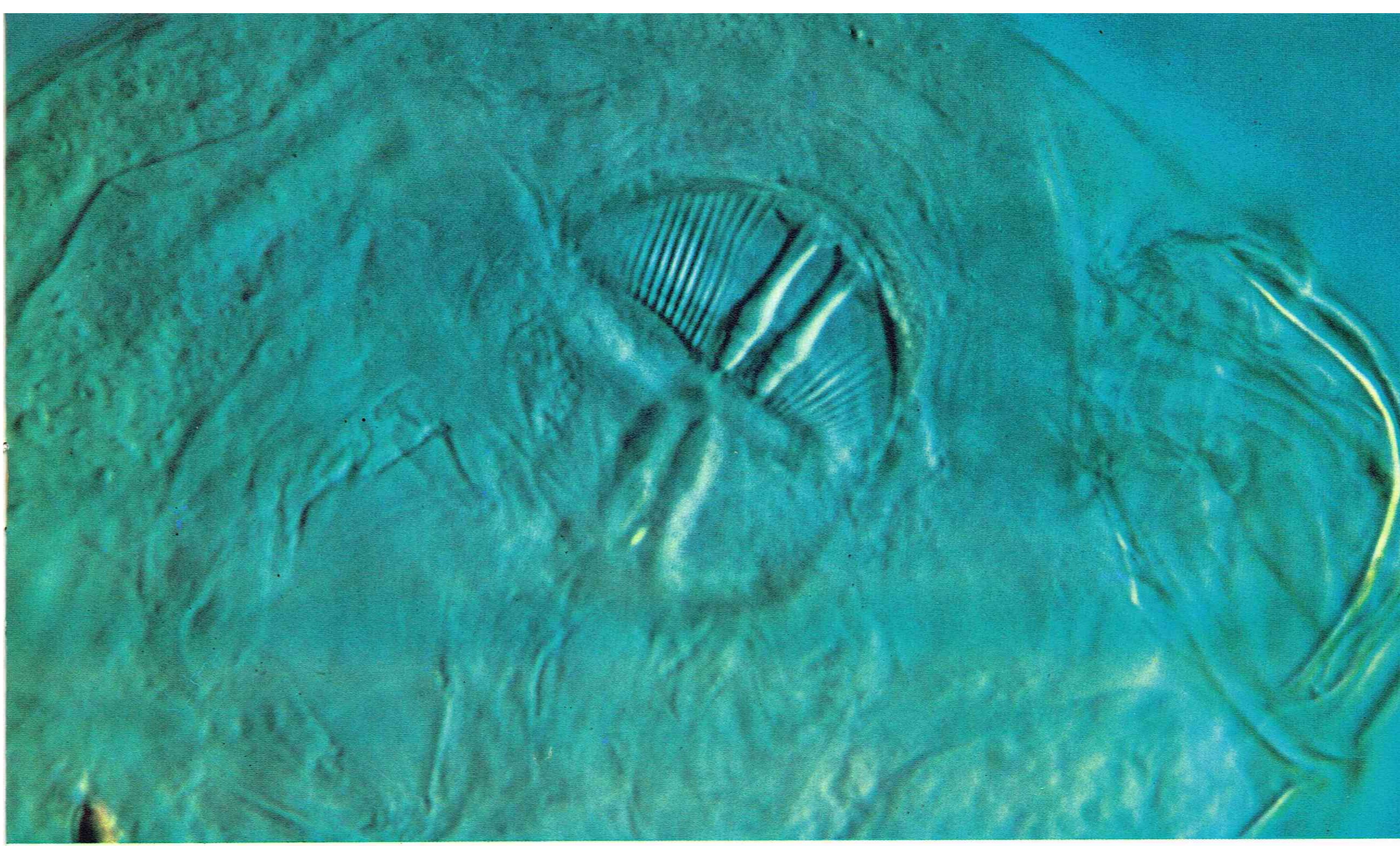
Les Nématomorphes ont été divisés en deux ordres : les Gordioïdes et des Nectonématoïdes.

Les *Gordioïdes* comprennent des espèces terricoles et dulçaquicoles. L'une des espèces les mieux connues est *Gordius aquaticus,* commun à certaines périodes de l'année dans de nombreux milieux aquatiques. Les *Nectonématoïdes* sont des Nématomorphes marins pélagiques. Le stade larvaire parasite le cœlome de Crustacés Décapodes.

BIBLIOGRAPHIE

CHABAUD A., *Ordre des Strongylida. Ordre des Ascaridida. Ordre des Spirurida,* in GRASSÉ P. P., *Traité de zoologie,* t. 4, fasc. 3, Paris, 1965. - CHABAUD A. G., *Phénomènes d'évolution régressive des structures céphaliques et classification des Nématodes Spiruroidea, Parasitologia 1,* 11-20, 1959. - CHITWOOD B. G. et CHITWOOD M. B., *An Introduction to Nematodology.* Baltimore. - DOUGHERTY E. C., *Evolution of Zooparasitic Groups in the Phylum Nematoda, J. Parasit 37,* 353-378, 1951. - FILIPJEV I. N., *The Classification of the Free-Living Nematodes and Their Relation to the Parasitic Nematodes, Smithsonian Misc. Collections 89* (6) 1-63, 1934. - HARTWICH G., *Zur Systematic der Nematoden-Superfamilie Ascaridoidea, Zool. jahrbucher 85,* 211-252, 1957. - PARAMONOV A. A., *les Principales Directions de l'évolution des Phytonématodes appartenant aux ordres Rhabditida et Tylenchida. Zool. Zhurnal* 37 (5), 736-749, 1958. - RITTER M., *Ordre des Rhabditides,* in GRASSÉ P. P., *Traité de zoologie,* t. 4, fasc. 3, Paris, 1965. - RUHM W., *Nematodes und biologische Bekämpfung der Insekten, Nematologica, 2* suppl., 349-354, 1957.

Rapho - Christian Zuber



Studio Natiris

▲ ***Si les Rotifères sont des Animaux minuscules, ils ont néanmoins une structure complexe avec un pharynx contenant un véritable appareil masticateur : le mastax, formé de sept pièces.***

LES ROTIFÈRES

Les Rotifères sont des Métazoaires microscopiques, fréquents dans les eaux douces et moins répandus dans les mers. On en trouve aussi dans les Mousses et les Lichens; certaines espèces sont parasites d'organismes animaux et végétaux. Les formes aquatiques sont surtout benthiques et se déplacent activement au fond, à la recherche de nourriture. Nombreuses sont par ailleurs les espèces sessiles, qui vivent fixées au substratum, généralement constitué par des Algues. Il existe aussi des formes planctoniques, chez lesquelles la morphologie externe est souvent très modifiée par suite des conditions de vie particulières.

Le corps des Rotifères, généralement peu coloré, dépasse rarement une longueur de 2 mm, et présente d'innombrables formes. Il est divisé en une partie antérieure pourvue d'un appareil rotateur cilié (ou couronne, caractéristique du groupe), en un tronc et en une région terminale ou pied. L'appareil rotateur est constitué essentiellement par un anneau de cils longs et fins entourant une zone centrale déprimée dans laquelle se trouve la plaque buccale. Il peut présenter l'aspect d'un simple disque ou avoir des bords lobés ou prolongés en de véritables cirres. Chez certaines espèces enfin, l'appareil rotateur est totalement absent. Les organes du corps sont presque tous syncytiaux et le nombre des noyaux présents dans les syncytiums est constant pendant toute la vie de l'individu chez de nombreuses espèces.

Le pied, généralement bien développé, se bifurque à son extrémité postérieure en deux doigts plus ou moins longs entre lesquels débouchent des glandes pédieuses, qui sécrètent un liquide visqueux. Le pied se termine quelquefois par un disque adhésif qui sert à l'Animal pour se fixer au substratum et aussi pour le déplacement; il est souvent réduit ou tout à fait absent, surtout chez les formes qui mènent une vie pélagique.

Organisation générale

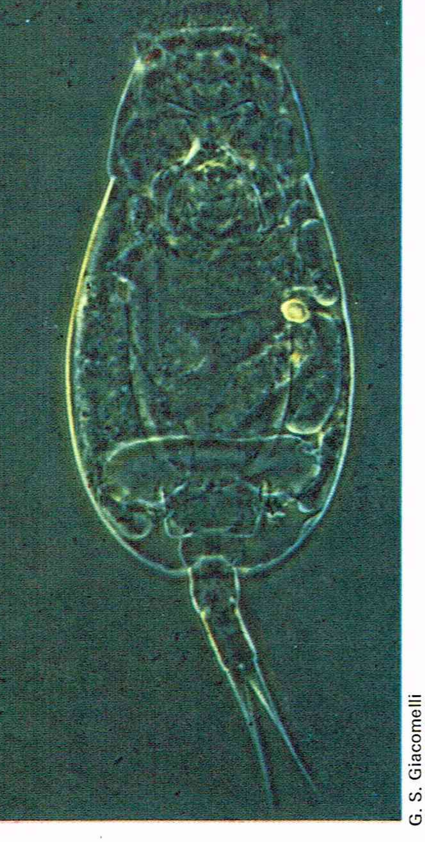
La *paroi du corps* est constituée par la cuticule, un épiderme syncytial et par quelques faisceaux musculaires attenant à l'épiderme. Chez certaines espèces, la couche cuticulaire est très épaisse et divisée en plaques formant autour du tronc une cuirasse, la *lorica*. Deux groupes de glandes adhèrent à l'épiderme : les glandes pédieuses et l'organe rétro-cérébral, qui est représenté par une ou plusieurs masses syncytiales localisées à l'avant et à l'arrière du cerveau.

La *cavité du corps* et la *musculature*. L'épiderme se trouve en contact direct avec l'ample cavité du corps, le pseudocœle, qui est rempli par un liquide contenant quelques cellules amiboïdes et où sont situés tous les organes internes. La musculature est constituée essentiellement par des faisceaux circulaires et longitudinaux, généralement discontinus.

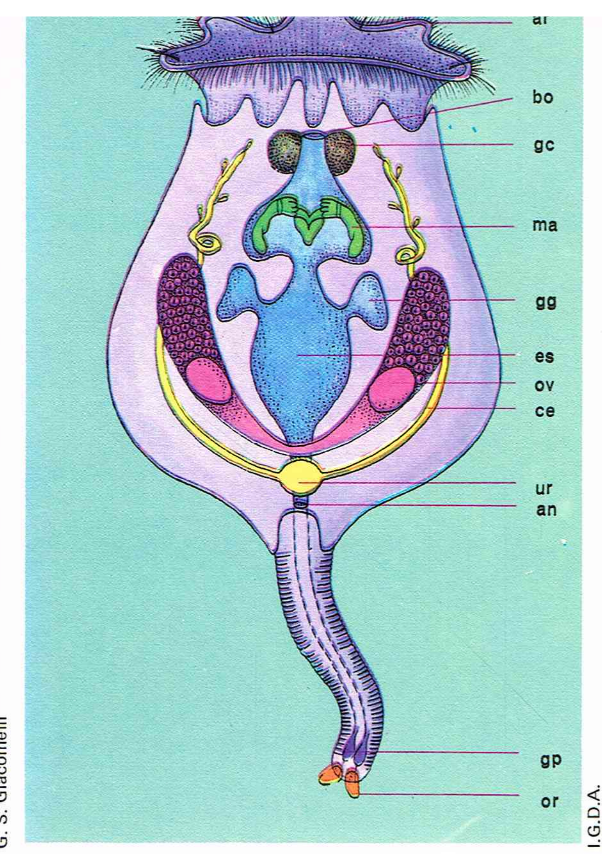
L'*appareil digestif*. La bouche s'ouvre à l'extrémité antérieure du corps et communique avec le pharynx soit directement, soit par un tube buccal dont les parois internes sont recouvertes de cils. Le pharynx est un organe de conformation diverse selon les espèces; il possède un robuste appareil masticateur, le *mastax*, ou estomac masticateur, fait de pièces mobiles, les mâchoires ou *trophi*. Ces dernières sont formées de sept pièces principales : le *fulcrum*, impair, et les *rami, unci, manubria*, qui sont pairs. Fulcrum et rami sont souvent appelés *incus;* les unci et les manubria sont désignés sous le nom

EMBRANCHEMENT DES ROTIFÈRES

- ○ *ordre des Seisonidea*
- ○ *ordre des Bdelloidea*
- ○ *ordre des Monogononta*



G. S. Giacomelli



I.G.D.A.

▲ *Le corps des Rotifères (à gauche) présente généralement une région antérieure munie d'un appareil rotateur, un tronc contenant les organes et un pied terminé par deux orteils. A droite, représentation schématique d'un Rotifère : ar, appareil rotateur cilié; bo, bouche; gc, ganglion cérébral; ma, mastax; gg, glande gastrique; es, estomac; ov, ovaire; ce, canal excréteur; ur, urocyste; an, anus; gp, glande pédieuse; or, orteil.*

de *malleus*. La morphologie de ces pièces varie selon les genres. Dans la paroi de l'estomac masticateur sont localisées deux à sept glandes, dites salivaires. L'œsophage, court et cilié, s'élargit en estomac glandulaire, auquel sont annexées deux glandes gastriques, rarement plus. L'intestin, qui suit, se rétrécit et aboutit à un rectum piriforme débouchant dans un cloaque s'ouvrant dorsalement au-dessus du pied. L'anus et le cloaque manquent chez certaines formes pélagiques. Les Rotifères se nourrissent d'Animaux et de Végétaux. L'appareil rotateur et le mastax sont importants pour la capture de la nourriture.

L'*appareil excréteur* est constitué par deux protonéphridies avec des cellules flamme, dont les canaux débouchent séparément dans une vésicule contractile unique, l'urocyste, qui s'ouvre ventralement dans le rectum. Parfois les conduits urinaires fusionnent à leur extrémité et confluent dans le cloaque, l'urocyste manquant alors.

Le *système nerveux* comprend un volumineux ganglion cérébral, suprapharyngien, bilobé. Il en part deux nerfs ventraux principaux et deux autres secondaires qui innervent l'appareil rotateur, les yeux, les muscles et la paroi du corps. Les organes des sens sont représentés par des soies tactiles, des papilles, des palpes et des fossettes ciliées à fonction chimio-réceptrice. Il y a souvent aussi une paire d'yeux, parfois réunis en un unique élément médian rouge vif.

Appareil reproducteur. Chez les Rotifères, les sexes sont séparés et, généralement, le dimorphisme sexuel est accentué. Les mâles sont plus petits que les femelles, leur tube digestif est atrophié, la vésicule contractile manque en général. Il n'y a pas d'anus ni de lorica. L'appareil génital mâle est constitué par un testicule impair et un canal déférent s'ouvrant sur une papille qui peut être plus grosse que le pied; elle est considérée comme représentant un pénis. Cependant, il semble qu'il n'y ait pas de copulation. L'appareil reproducteur femelle est composé d'un ovaire ventral et bilobé et d'un oviducte débouchant dans le cloaque. L'ovaire comprend une portion ovarienne antérieure et une région vitellogène postérieure, formée d'ovogonies dégénérées.

Reproduction

Les œufs des Rotifères ont une segmentation totale et égale. La reproduction est caractérisée par l'alternance de générations parthénogénétiques et d'une génération sexuée. Les femelles parthénogénétiques ou amictiques sont diploïdes et ne peuvent s'accoupler. Elles donnent des œufs à développement immédiat, émettant un seul globule polaire et ne subissant pas de réduction chromatique. Ces œufs donnent naissance à de nouvelles femelles diploïdes. Sous l'influence de certaines conditions, il apparaît des femelles fécondables ou mictiques qui produisent des ovules émettant deux globules polaires. Si ces œufs ne sont pas fécondés, ils donnent naissance à des mâles haploïdes. Ceux-ci s'accouplent avec les femelles, qui pondent alors de gros œufs à coquille épaisse, qui sont appelés durables, car ils pourront supporter la mauvaise saison. Au début du printemps, ces œufs se développent en donnant des femelles parthénogénétiques. Un Rotifère est dit monocyclique lorsqu'il présente plusieurs générations parthénogénétiques au cours de la belle saison et une seule génération sexuée à l'automne. Il est dit polycyclique quand il a au moins deux périodes de reproduction sexuée (une au printemps et une autre à l'automne).

SYSTÉMATIQUE

Les Rotifères sont divisés en trois ordres :

Ordre des Seisonidea

Les Séisonidés comprennent quelques espèces marines, dont certaines sont épizoïques, c'est-à-dire vivent fixées à d'autres organismes; d'autres sont des ectoparasites. La reproduction est bisexuée. Il n'y a pas de parthénogenèse. Le genre *Seison* est caractérisé par l'absence d'appareil rotateur.

Ordre des Bdelloidea

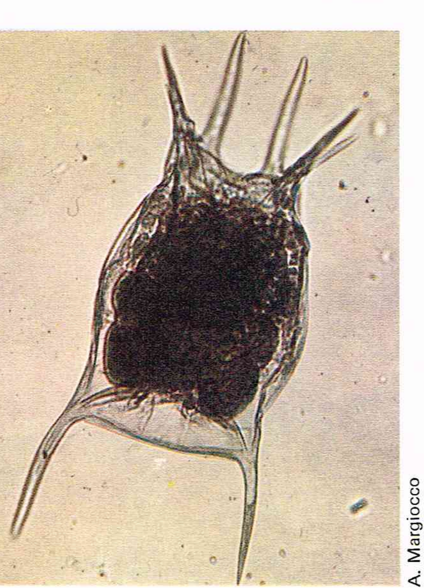
Les Bdelloïdés comprennent les Rotifères les plus communs qui colonisent les Mousses et les Lichens, et de nombreuses espèces d'eau douce. Ils sont nageurs ou rampants. *Philodina* a un appareil rotateur bien développé.

Ordre des Monogononta

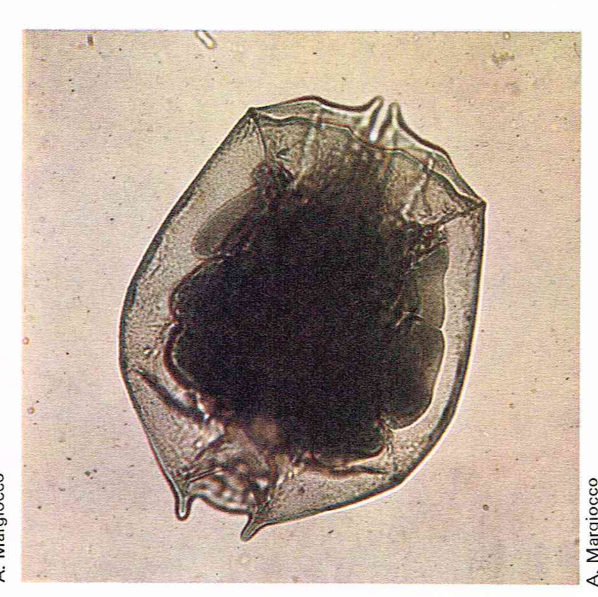
Les Monogonontes comprennent un grand nombre d'espèces, nageuses ou fixées, vivant dans les eaux douces et saumâtres, dans les Mousses et dans les Lichens.

L'ordre est divisé en trois sous-ordres, dont celui des *Ploima* qui comprend la majorité des Rotifères.

▼ *Deux Rotifères observés* in vivo.



A. Margiocco



A. Margiocco

BIBLIOGRAPHIE

BEAUCHAMP P. de, *Embranchement des Rotifères,* in GRASSÉ P. P., *Traité de zoologie,* t. 4, fasc. 1, p. 1225-1379, Paris, 1965. - HYMAN L., *The Invertebrates : Acanthocephala, Aschelminthes and Entoprocta,* vol. III, New York, 1951. - POURRIOT R., *Recherches sur l'écologie des Rotifères,* thèse de doctorat, *Vie et Milieu,* suppl. 21, 224 p., 1965. - REMANE A., *Rotatoria. Tierwelt der Nord und Ostsee,* Lief. 16, 7°, p. 1-156, 1929. - VOIGT M., *Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas,* Berlin, 1957.

LES NÉMATORHYNQUES

Cet embranchement comprend deux classes très distinctes : les Gastrotriches et les Échinodères ou Kinorhynques. Ils sont parfois réunis aux Rotifères dans le groupe des Trochelminthes.

GASTROTRICHA

Les Gastrotriches sont des Métazoaires microscopiques, marins et benthiques ou d'eaux douces. Leur corps, allongé et aplati, est différencié en une tête et un tronc qui se termine par une extrémité bifide. Leur symétrie est bilatérale. Il existe des tubes adhésifs, disposés en deux files obliques sur la tête, puis en rangées latérales et dorsolatérales assez denses à la base de la queue. Sur sa face ventrale, le tronc possède un revêtement ciliaire qui peut être soit continu, soit groupé selon des bandes longitudinales ou transversales. Le corps est recouvert par une mince cuticule qui est très souvent pourvue de formations particulières comme des écailles, des soies et des piquants parfois très développés. La musculature est constituée essentiellement par des bandes longitudinales. Le système circulatoire est totalement absent, de même que l'appareil respiratoire : la respiration se fait à travers la paroi du corps.

L'*appareil digestif*. L'ouverture buccale, située à l'extrémité antérieure du corps, se continue par un pharynx musculeux, de type nématodien, puis par un tube digestif médian et rectiligne. L'anus s'ouvre en position dorsale ou ventrale. Les Gastrotriches se nourrissent surtout de Bactéries, des Protozoaires, des Diatomées et des détritus de nature diverse.

Le *système nerveux* et les *organes des sens*. Le système nerveux comprend deux gros ganglions cérébraux situés de part et d'autre de l'extrémité antérieure du pharynx et réunis par une commissure dorsale. Des ganglions partent deux nerfs latéraux qui parcourent tout le corps. Les organes des sens sont représentés pa des touffes de longs cils présents surtout à l'extrémité céphalique des Chétonotoïdes, par des soies et des cils à fonction tactile distribués en différents endroits, et par des fossettes ciliées sur la tête.

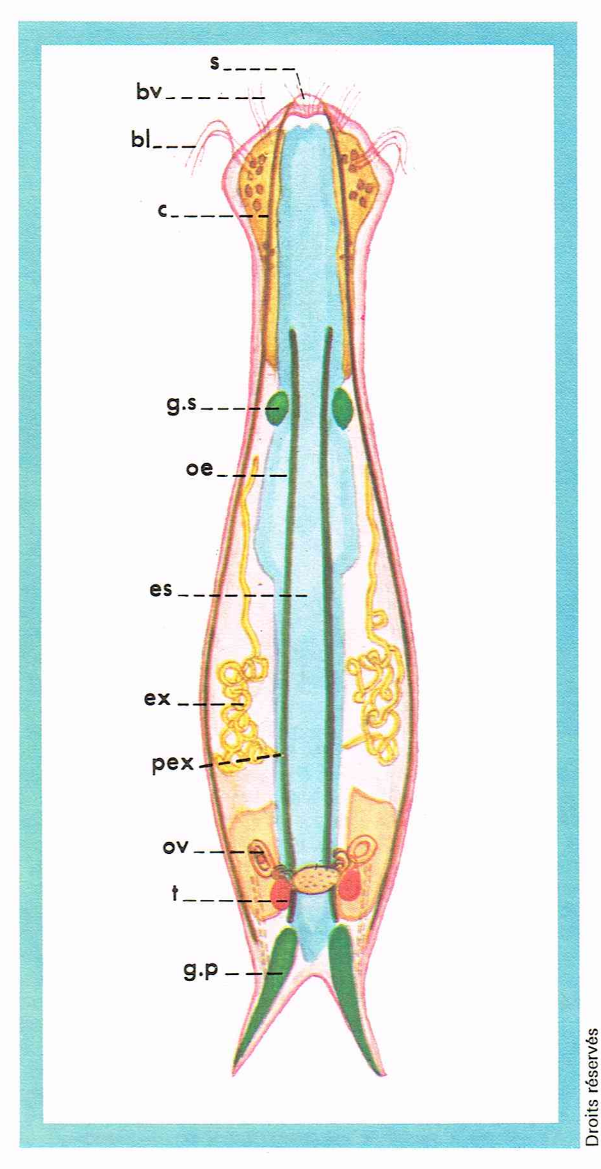
L'*appareil excréteur* est constitué par une ou plusieurs paires de protonéphridies localisées à peu près au milieu du corps, latéralement, et s'ouvrant à l'extérieur par des pores néphridiaux. De plus, il existe une ou plusieurs paires de glandes ventrales plurinucléées, dépourvues de canal et débouchant à la surface du corps.

Appareil reproducteur. Développement. Les Macrodasyoïdes et les Xénotrichulides (ceux-ci faisant partie des Chétonotoïdes) sont hermaphrodites. Chez les autres Chétonotoïdes, l'appareil génital mâle est dégénéré et les œufs se développent uniquement par parthénogenèse. Chez certaines espèces de Macrodasyoïdes, il apparaît des mâles, des femelles ainsi que des individus hermaphrodites. Les gonades sont localisées dans la moitié postérieure du corps. L'appareil génital mâle est constitué par un ou deux testicules. De chaque testicule part un spermiducte s'ouvrant à l'extérieur par un pore génital, ou pouvant être relié au pore génital femelle. L'appareil génital femelle est formé par un ou deux ovaires qui sont simplement des amas de cellules germinales non délimités par une paroi. A la suite de l'ovaire viennent un utérus, un réceptacle séminal et un oviducte qui débouche par un gonopore en avant de l'anus, ou dans la cavité anale. Le développement de l'œuf fécondé est direct.

On divise les Gastrotriches en deux ordres, que nous allons examiner brièvement.

Ordre des Macrodasyoidea

Chez les Macrodasyoïdes, l'appareil sexuel mâle est bien développé et il y a de nombreux tubes adhésifs. Des pores mettent en communication le pharynx avec l'extérieur. Il s'agit d'Animaux uniquement marins qui ont une répartition mondiale.



◀ ***Représentation schématique d'un Gastrotriche ; s, soies ; bv, bouquet ventral de cirres ; bl, bouquet latéral de cirres ; c, cerveau ; g.s, glandes salivaires ; oe, œsophage ; es, estomac ; ex, appareil excréteur ; pex, pore excréteur ; ov, ovaire ; t, testicules ; g.p, glande pédieuse.***

Ordre des Chetonotoidea

Les Chétonotoïdes comprennent des organismes dulçaquicoles et quelques rares formes marines. Leur tête est pourvue de touffes de soies ou de longs cils sensoriels. L'appareil reproducteur mâle est absent la plupart du temps et la reproduction se fait par voie parthénogénétique. Les tubes adhésifs, très peu nombreux, sont souvent

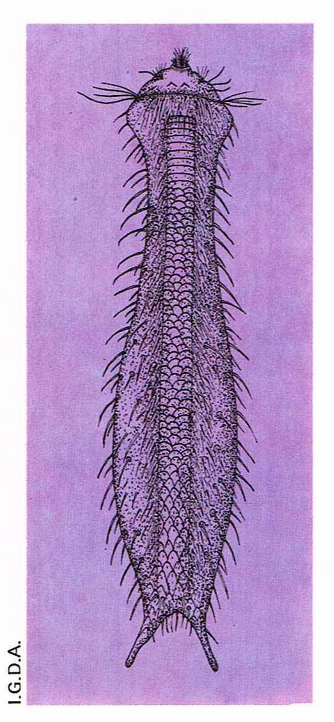
EMBRANCHEMENT DES NÉMATORHYNQUES

Classe des Gastrotricha

- *ordre des Macrodasyoidea*
- *ordre des Chetonotoidea*

Classe des Kinorhyncha ou Échinodères

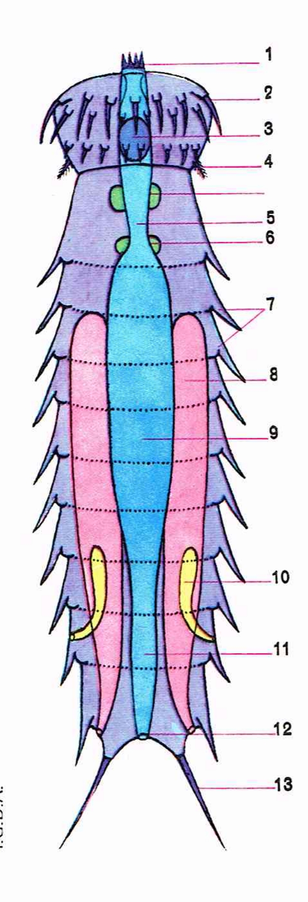
sous-ordre des Cyclorhages
sous-ordre des Chonchorhages
sous-ordre des Homalorhages



I.G.D.A.

▲ *Le corps des Gastrotriches est souvent recouvert de cils, de piquants ou d'écailles.*

▼ *Schéma de la structure interne d'un Kinorhynque : 1, bouche ; 2, épines ; 3, ganglion cérébral ; 4, soies céphaliques ; 5, pharynx ; 6, glandes salivaires ; 7, soies ; 8, gonades ; 9, intestin ; 10, protonéphridie ; 11, intestin terminal ; 12, anus, 13, soie terminale.*



I.G.D.A.

localisés à l'extrémité postérieure du corps. L'appareil excréteur est généralement bien développé.

KINORHYNCHA (OU ÉCHINODÈRES)

Les Kinorhynques sont des Animaux microscopiques (de moins de 1 mm de longueur) uniquement marins. On les trouve dans la vase, dans le sable et parmi les Algues des zones littorales. Leur corps est allongé et recouvert d'une cuticule divisée, extérieurement, en treize ou quatorze anneaux, chacun étant emboîté dans celui qui le précède. Le premier anneau constitue la tête, le deuxième le cou, et les autres le tronc, terminé par une queue épineuse. La tête, sphéroïdale, porte au centre la bouche, qui s'ouvre à l'extrémité d'une protubérance rétractile, ou cône buccal, et est entourée par un anneau d'épines insérées sur ce cône. La tête porte latéralement de cinq à sept couronnes formées chacune de dix à vingt épines dirigées vers l'extrémité postérieure du corps. Sous la cuticule, un épiderme syncytial s'épaissit dorsalement et latéralement, en formant trois cordes.

Le *système musculaire* présente des affinités avec ceux des Gastrotriches et des Rotifères (absence de couche pariétale sous l'épiderme). Il y a toutefois des modifications particulières en fonction de la division du corps en anneaux ; en effet, un système compliqué de faisceaux musculaires favorise les mouvements de la région antérieure du corps. Les anneaux du tronc possèdent des faisceaux musculaires dorso-ventraux qui relient la plaque dorsale aux plaques ventrales. En outre quatre faisceaux longitudinaux de muscles, insérés sur les plaques cuticulaires des segments, réunissent chacun de ceux-ci avec le suivant, ce qui confère au corps une grande mobilité.

La *cavité du pseudocœle* se trouve entre la paroi du corps et l'appareil digestif ; elle est remplie par un liquide qui contient des amibocytes, semblant provenir de la paroi de l'appareil digestif. Il n'y a aucun système circulatoire et l'activité respiratoire a lieu à travers les parois du corps.

L'*appareil digestif*. La cavité buccale est suivie du pharynx, qui est un tube musculeux débouchant dans l'œsophage autour duquel adhèrent quatre masses syncytiales, qui font probablement fonction de glandes salivaires. L'estomac et l'intestin sont rectilignes et séparés de l'extrémité postérieure de l'appareil digestif par un sphincter. L'anus est terminal. Les Animaux se nourrissent de Diatomées ou de particules détritiques.

L'*appareil excréteur* est constitué d'une paire de protonéphridies situées dans le dixième anneau et débouchant par des pores néphridiaux, au niveau du onzième anneau.

Le *système nerveux* est constitué par un cerveau qui forme un anneau à neuf lobes autour de la bouche et d'où part une chaîne nerveuse ventrale, sous-épidermique et ganglionnaire (un ganglion par anneau). Les organes des sens sont représentés par des yeux et des soies sensorielles.

Appareil reproducteur et développement. Les Kinorhynques ont des sexes séparés et ne présentent pas de dimorphisme sexuel ; les gonades consistent en une paire de petits sacs qui débouchent par des orifices pairs latéraux au niveau du dernier anneau. A la partie antérieure de chaque gonade se trouve une cellule apicale d'où naissent tous les autres éléments qui composent la gonade elle-même, c'est-à-dire les cellules germinales, les cellules nutritives, qui existent seulement dans les ovaires, et les cellules épithéliales de la paroi de la gonade. Les oviductes sont pourvus d'un réceptacle séminal. Les œufs sont émis par un gonopore. Les testicules continuent par un spermiducte qui débouche par un pore pourvu de deux ou trois spicules. Les œufs fécondés se développent par des mues successives. Au cours de chaque mue, le nombre des anneaux du corps s'accroît, la cuticule s'épaissit peu à peu, et la quantité d'épines et de soies augmente progressivement.

Les Kinorhynques sont divisés en trois sous-ordres. Chez les *Cyclorhages,* seul le premier anneau peut être rentré, et les plaques qui recouvrent le second forment une coupole qui cache la tête. Chez les *Conchorhages,* le troisième anneau porte deux plaques en forme de coquille. Chez les *Homalorhages,* enfin, le troisième anneau est pourvu d'une couronne de plaques : une dorsale et trois ventrales.

BIBLIOGRAPHIE

REMANE A., *Gastrotricha und Kinorhyncha, Das Tierreich,* 4 (1), 242 p., 1936 ; *Die Geschichte der Tiere. Die Evolution des Organismen,* Stuttgart, 1954. - REMANE A. und STEINBÖCK O., *Verb. Deutscher Zool. Ges in Graz,* 1957. - STEINBÖCK O., *Zur Phylogenie des Gastrotricher, Schlusswort zur Diskussion,* 1958. - SWEDMARK B., *The Interstitial Fauna of Marine Sand, Biol. Rev.,* 39, p. 1-42, 1964.

La classe des Priapuliens occupe une place incertaine dans la systématique et ne peut être rattachée à aucun des embranchements qui précèdent ou qui suivent.

PRIAPULIENS

Les Priapuliens sont des Animaux uniquement marins, habitant de préférence les mers froides à forte salinité, enfouis dans les fonds sableux ou vaseux, vivant le plus souvent dans les zones côtières ; on peut cependant les trouver à de plus grandes profondeurs. Le corps, trapu et cylindrique, de couleur foncée, présentant une symétrie bilatérale, peut être divisé en deux parties : la région céphalique, transformée en trompe rétractile (ou introvert) qui porte de puissants crochets et des papilles disposées en lignes méridiennes régulières, et le tronc, divisé extérieurement en sillons circulaires et recouvert par des diverticules digitiformes et parfois par des crochets. Les sillons sont ornés de petites papilles alignées régulièrement et qui portent soit des crochets, soit des formations sensorielles. Le tronc se termine ordinairement par un long appendice post-anal : le panache caudal. Il n'y a pas de système circulatoire. Certains auteurs admettent que le panache caudal aurait un rôle respiratoire. La paroi du corps est constituée par une épaisse cuticule, un épiderme unistratifié et une puissante musculature. La cavité du corps, probablement cœlomique, est vaste et tapissée par un mince endothélium continu qui enveloppe tous les viscères ; elle est remplie par le liquide cœlomique.

L'*appareil digestif* est un tube rectiligne qui débute à la bouche, située à l'extrémité distale de la trompe, et se termine à l'anus, qui s'ouvre à la base du panache caudal. Il comprend un pharynx, musculeux, renflé en bulbe, un intestin rectiligne et un rectum très court, séparé de l'intestin par un étranglement circulaire. Les Priapuliens se nourrissent de particules détritiques et de micro-organismes vivant dans la vase.

Le *système nerveux* se compose d'un collier péri-œsophagien et d'un cordon nerveux ventral, restant en connexion avec l'épiderme. Les organes des sens sont représentés seulement par des papilles tactiles situées sur la trompe et le tronc.

L'*appareil urogénital* est constitué par l'union des organes excréteur et génitaux. Chez les jeunes, l'appareil excréteur est formé de deux canaux dont les diverticules se terminent par une cellule flamme ; puis les glandes génitales se développent en association avec ces organes excréteurs et les canaux génitaux se substituent aux canaux excréteurs. Il existe en outre, dans l'endothélium péritonéal, de nombreuses cellules excrétrices. Les sexes sont séparés ; le développement embryonnaire est encore mal connu. La segmentation est bilatérale et la larve ressemble à l'adulte, mais porte une cuirasse.

Les Priapuliens ne renferment qu'une famille avec quatre espèces. La plus connue est *Priapulus caudatus,* des eaux côtières européennes.

BIBLIOGRAPHIE

DAWYDOFF C., in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* 5 (1), p. 908-926, 1959. - VAN DER LAND Y., *Systematics, Zoogeography and Ecology of the Priapulida, Zool. Verh. Leiden,* 112, 1970.


Photo J. Six

LES ANNÉLIDES

▲ ***L'embranchement des Annélides est divisé en trois classes : les Polychètes (ici,* Serpula vermicularis*), les Oligochètes, appelés généralement « Vers de terre », et les Hirudinés qui regroupent les Sangsues.***

Les Annélides ont un corps à symétrie bilatérale, divisé par des cloisons en segments ou métamères. La cavité générale, qui est un cœlome, est toujours présente, mais souvent réduite. Le système nerveux est constitué d'un collier péri-œsophagien dont les centres dorsaux forment le cerveau et d'une chaîne ventrale comprenant une paire de ganglions par segment. L'appareil circulatoire est clos. L'intestin est complet, divisé en plusieurs parties et se termine par un anus. Les organes excréteurs, segmentaires, sont des métanéphridies. Les cellules sexuelles sont situées dans la cavité cœlomique et le développement de l'œuf se fait par segmentation spirale. La larve est fondamentalement du type trochophore. On divise les Annélides en trois classes : les Polychètes, qui sont pour la plupart marines, les Oligochètes, qui sont presque tous terrestres ou dulçaquicoles, et les Hirudinés, qui peuplent la plupart des milieux aquatiques. Les Archiannélides, considérées autrefois comme une classe, forment en fait un groupe hétérogène et seront traitées en annexe des Polychètes. Enfin, les Myzostomides, bien que présentant des affinités avec les Annélides, ne sont pas actuellement rattachés à cet embranchement.

POLYCHAETA

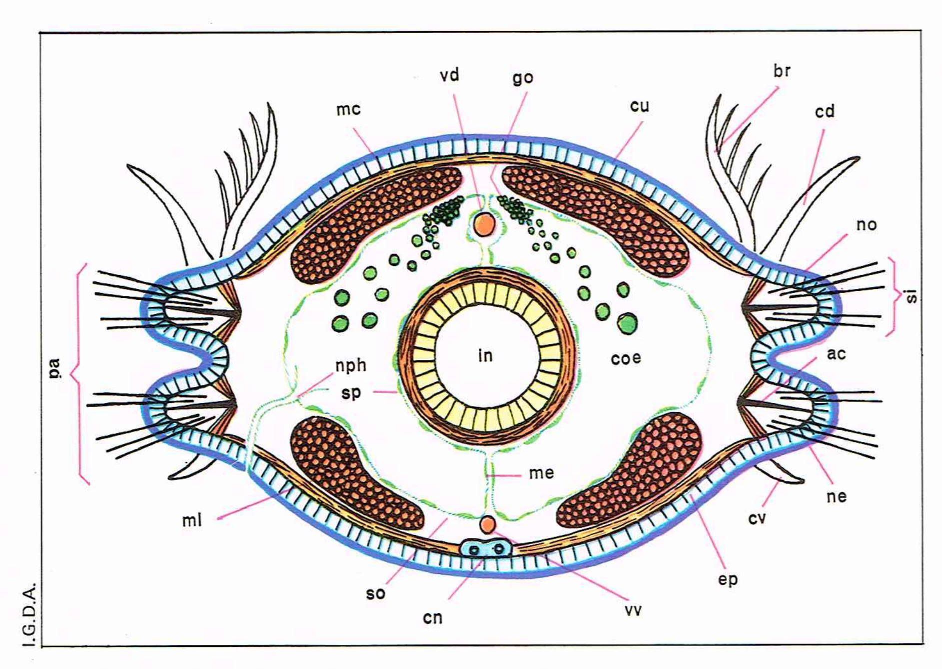
Ce sont des Annélides dont les métamères ont des expansions latérales, ou parapodes, sur lesquelles s'insèrent des soies chitineuses. Le corps des Polychètes est divisé typiquement en trois régions : le *prostomium* ou lobe céphalique, qui porte les appendices sensoriels, le *metastomium* comprenant les segments suivants, tous semblables entre eux ou bien différenciés en thorax et abdomen, et enfin le *pygidium* ou dernier segment. Chaque segment ou métamère du *metastomium* se compose d'un épiderme cuticulaire, d'une couche de muscles circulaires, de faisceaux de muscles longitudinaux, de muscles obliques, de deux sacs cœlomiques, d'une paire de ganglions nerveux ventraux et d'une paire d'organes excréteurs. Les métamères portent chacun une paire de saillies latérales ou parapodes formés d'une rame dorsale, ou *notopodium*, et d'une rame ventrale, ou *neuropodium*. Chaque rame porte un cirre tentaculaire et contient un bulbe sétigère, d'où sortent les soies; les plus fines sont saillantes, les plus fortes, appelées *acicules*, émergent peu et servent d'insertion aux muscles faisant mouvoir les bulbes. La morphologie des parapodes et des soies est très variable. La taille des Polychètes varie de 1 à 2 mm jusqu'à 3 m chez les eunices géantes.

Organisation générale

La *paroi du corps* est formée d'une cuticule plus ou moins épaisse selon les espèces, et composée le plus souvent de deux couches striées se coupant à angle droit, d'un épiderme monostratifié et d'une membrane basale d'importance variable. L'épiderme renferme des cellules à mucus qui, chez les espèces tubicoles, forment d'épais bourrelets glandulaires, ou boucliers. Ce sont ces boucliers qui sécrètent un tube soit membraneux ou corné, soit calcaire. La musculature se compose de trois groupes principaux de muscles : une couche de muscles circulaires, des muscles obliques, enfin des muscles propres à des organes comme les parapodes et les tentacules céphaliques.

La *cavité du corps* est un cœlome, généralement vaste, qui, outre sa division en trois chambres longitudinales inégales par des planchers musculaires, peut être divisé transversalement par des diaphragmes. Le cœlome, ainsi que tous les organes qu'il renferme, est tapissé par un endothélium péritonéal formant un mésentère dorsal et un mésentère ventral soutenant le tube digestif. Dans le liquide cœlomique, on observe non seulement des éléments reproducteurs, mais aussi des cellules libres (cœlomocytes) de différents types.

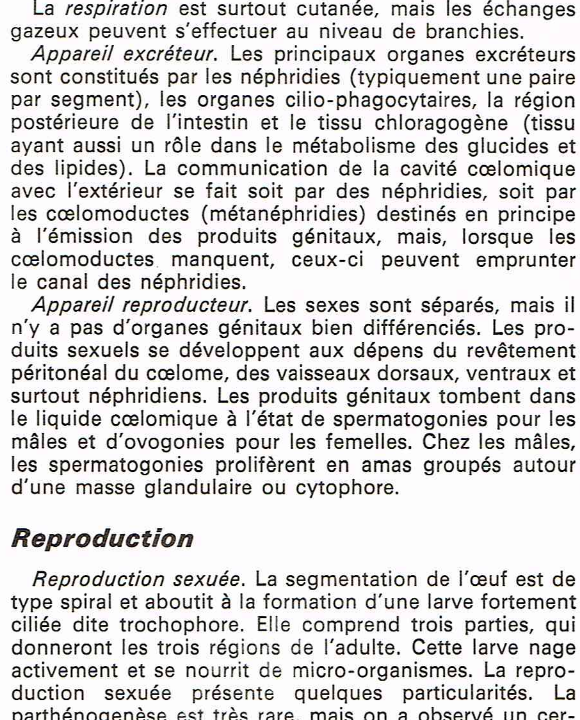
Appareil digestif. La bouche est inerme ou pourvue de crochets chitineux souvent complexes : les mâchoires. Chez les espèces prédatrices, il existe un bulbe buccal avec des glandes salivaires; chez d'autres individus, la partie antérieure forme une trompe exsertile qui porte les mâchoires. Viennent ensuite l'œsophage et l'intestin, ce dernier étant le plus souvent rectiligne; dans certains



▲ *Schéma de la coupe transversale d'une Polychète : vd, vaisseau dorsal; go, gonades; cu, cuticule; br, branchie; cd, cirre dorsal; no, notopode; si, soie; ac, acicule; ne, neuropode; cv, cirre ventral; ep, épiderme; vv, vaisseau ventral; cn, chaîne nerveuse; so, somatopleure; ml, muscles longitudinaux; pa, parapodes; mc, muscles circulaires; nph, néphridies; sp, splanchnopleure; in, intestin; me, mésentère; coe, cœlome.*

genres, il possède des cæcums glandulaires, élargis à leur extrémité distale. L'anus s'ouvre dans le pygidium. Le régime alimentaire est très varié selon les groupes. Certaines espèces sont prédatrices; d'autres, qui creusent des galeries, ingèrent le sable et la vase avec les particules alimentaires qu'ils contiennent; d'autres enfin se nourrissent de plancton, capturé grâce à leurs filaments branchiaux.

Système nerveux et organes des sens. Le système nerveux comprend une masse supra-œsophagienne complexe appelée cerveau ou encéphale, des connectifs péri-œsophagiens, une chaîne nerveuse ventrale, et un système périphérique. Trois centres différents, un antérieur, un moyen et un postérieur, composent l'encéphale. La chaîne ventrale est le plus souvent constituée par deux cordons longitudinaux renflés en ganglions réunis par une commissure, dans chaque métamère. Les Polychètes, surtout les Errantes, possèdent de nombreux organes sensoriels dont la fonction n'est pas toujours connue. Outre les organes tactiles, abondants sur les tentacules et les palpes céphaliques, existent des organes nucaux situés à la base du prostomium, des organes dorsaux et latéraux. Les yeux sont presque toujours présents et situés normalement dans la région céphalique, mais ils peuvent être localisés dans d'autres régions du corps.



L'*appareil circulatoire* est clos et se compose, dans les cas les plus simples, de deux vaisseaux médians, l'un dorsal, l'autre ventral, réunis dans chaque segment par une paire d'anses vasculaires. Le sang est incolore chez un certain nombre de familles. Chez beaucoup d'autres Polychètes, il est coloré en rouge par de l'hémoglobine dissoute dans le plasma sanguin.

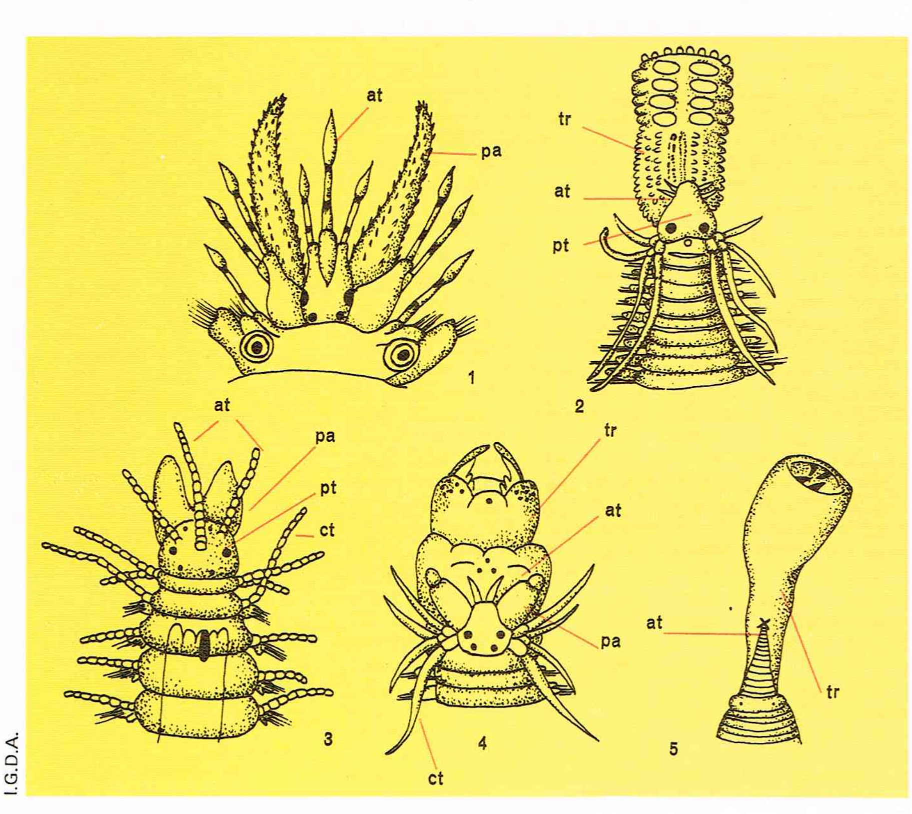
La *respiration* est surtout cutanée, mais les échanges gazeux peuvent s'effectuer au niveau de branchies.

Appareil excréteur. Les principaux organes excréteurs sont constitués par les néphridies (typiquement une paire par segment), les organes cilio-phagocytaires, la région postérieure de l'intestin et le tissu chloragogène (tissu ayant aussi un rôle dans le métabolisme des glucides et des lipides). La communication de la cavité cœlomique avec l'extérieur se fait soit par des néphridies, soit par les cœlomoductes (métanéphridies) destinés en principe à l'émission des produits génitaux, mais, lorsque les cœlomoductes manquent, ceux-ci peuvent emprunter le canal des néphridies.

Appareil reproducteur. Les sexes sont séparés, mais il n'y a pas d'organes génitaux bien différenciés. Les produits sexuels se développent aux dépens du revêtement péritonéal du cœlome, des vaisseaux dorsaux, ventraux et surtout néphridiens. Les produits génitaux tombent dans le liquide cœlomique à l'état de spermatogonies pour les mâles et d'ovogonies pour les femelles. Chez les mâles, les spermatogonies prolifèrent en amas groupés autour d'une masse glandulaire ou cytophore.

Reproduction

Reproduction sexuée. La segmentation de l'œuf est de type spiral et aboutit à la formation d'une larve fortement ciliée dite trochophore. Elle comprend trois parties, qui donneront les trois régions de l'adulte. Cette larve nage activement et se nourrit de micro-organismes. La reproduction sexuée présente quelques particularités. La parthénogenèse est très rare, mais on a observé un certain nombre d'espèces hermaphrodites. La plupart des Polychètes sont ovipares, mais la viviparité a été observée chez quelques Syllidiens. Au moment de la maturité sexuelle, les individus peuvent présenter des modifications



EMBRANCHEMENT DES ANNÉLIDES

Classe des Polychaeta

groupe des Errantes
groupe des Sédentaires ou Tubicoles
groupe des Archiannélides

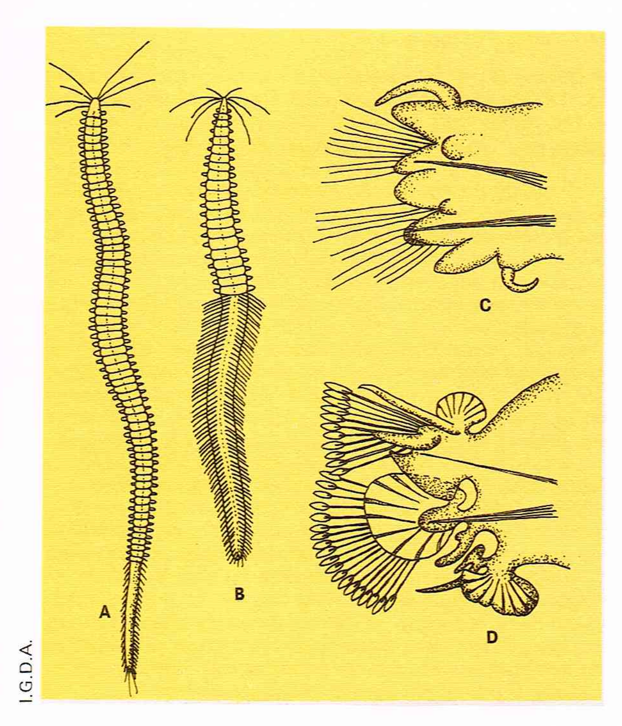
Classe des Oligochaeta

- *ordre des Plésiopores plésiothèques*
- *ordre des Plésiopores prosothèques*
- *ordre des Prosopores*
- *ordre des Opisthopores*

Classe des Hirudinea

- *ordre des Acanthobdelliformes*
- *ordre des Rhynchobdelliformes*
- *ordre des Gnathobdelliformes*
- *ordre des Pharyngobdelliformes*

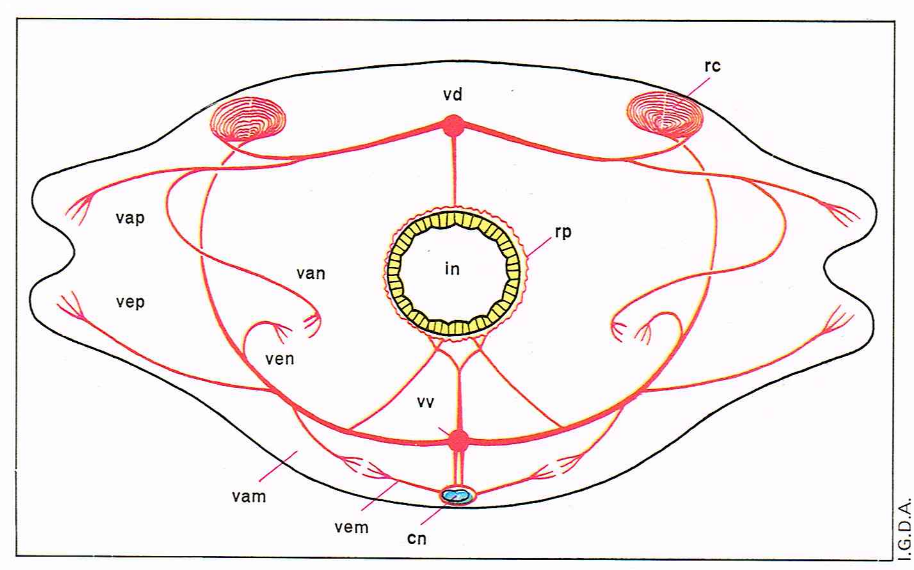
I.G.D.A.



internes et externes très importantes et devenir pélagiques et nageurs, ils sont alors dits « épitoques ». Alors que dans le cas général les œufs sont abandonnés dans la mer, chez les individus épitoques la fécondation a lieu à la surface de l'eau; on dit que les Annélides essaiment. Il existe une relation, non expliquée, entre l'essaimage et les cycles lunaires.

La *reproduction asexuée* peut se produire de différentes façons, soit par gemmiparité (production de bourgeons), soit par scissiparité, soit par schizogamie. Dans ce dernier cas, les gonocytes ne s'observent que dans un certain nombre de segments postérieurs formant le stolon. A partir d'une même souche, il peut se former une chaîne d'individus stoloniaux, unisexués. C'est la stolonisation.

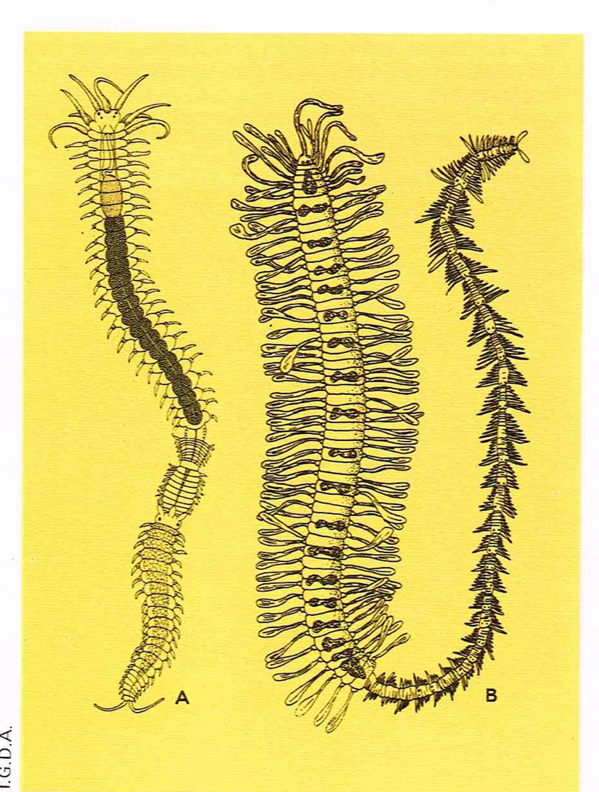
Actions endocrines. Il existe, chez les Polychètes, des substances hormonales, essentiellement à fonction inhibitrice, qui agissent sur la maturation des glandes génitales et les transformations morphologiques liées à la reproduction (épitoquie, stolonisation).

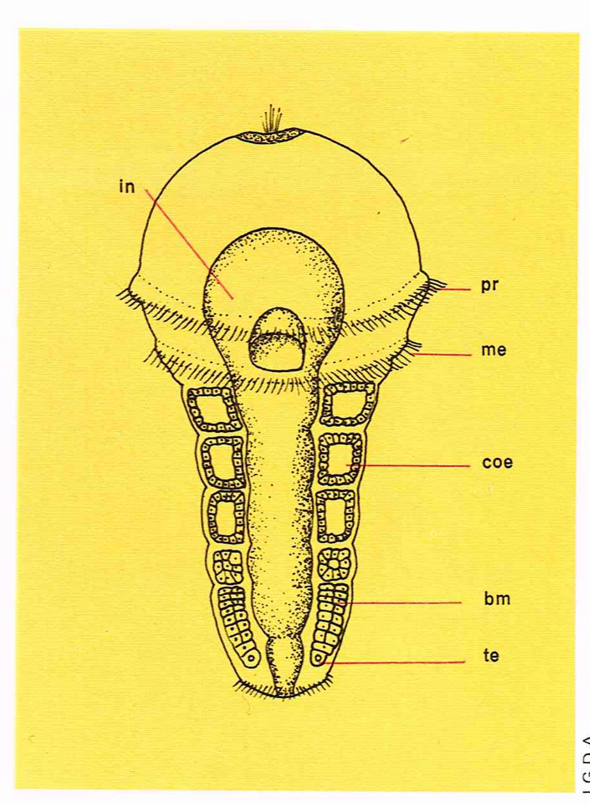


Écologie

L'immense majorité des Polychètes vit dans la mer, dans les habitats les plus variés. Elles abondent surtout dans les zones intertidales et côtières. Beaucoup vivent enfoncées dans le sable plus ou moins vaseux découvert à marée basse *(Arenicola marina)*; certaines habitent les fentes de rochers, enfin d'autres construisent des tubes grisâtres et souples d'où sortent des panaches multicolores *(Spirographis, Sabella)*. Les espèces pélagiques nagent à la surface ou entre deux eaux et sont transparentes. On peut aussi trouver certaines espèces en eau saumâtre. Rares sont les espèces dulçaquicoles comme *Tylorhynchus heterochaetus*, qui vit dans les rizières du Japon, ou *Marifugia cavita*, que l'on rencontre dans les grottes de Moravie. Il existe des espèces commensales, soit d'autres Annélides, soit d'autres Animaux comme les Éponges. Enfin certaines Polychètes sont ectoparasites comme *Histriobdella homari*, parasite des branchies des homards, ou endoparasites d'autres Polychètes.

▲ *A gauche, épitoquie chez les Néréidés : A et B, formes en cours d'acquisition de l'épitoquie* (Heteronereis)*; C, parapode atoque; D, parapode épitoque. A droite, schéma de l'appareil circulatoire au niveau d'un segment de Polychète : vam et vem, vaisseaux afférents et efférents des muscles longitudinaux ventraux; van et ven, vaisseaux afférents et efférents des néphridies; vap et vep, vaisseaux afférents et efférents des muscles des parapodes; cn, chaîne nerveuse; rc, réseau capillaire de l'aire respiratoire; in, intestin; rp, réseau capillaire périntestinal; vd, vaisseau dorsal; vv, vaisseau ventral.*





◀ *A gauche, exemples de reproduction par scissiparité multiple chez* Autolytus prolifer *(A) et* Myrianida fasciata *(B). A droite, métamérisation et formation du cœlome au cours du développement de la larve trochophore : bm, bandes mésodermiques; coe, cœlome; in, intestin; me, métatroque; pr, prototroque; te, téloblastes.*

◀ *Page ci-contre, en bas à gauche, aspects de la région antérieure chez différentes familles de Polychètes : 1, Aphroditidés; 2, Phyllodocidés; 3, Syllidés; 4, Néréidés; 5, Glycéridés; at, antenne; ct, cirre tentaculaire; pa, parapode; pt, prostomium; tr, trompe.*



A. Kerneis - Jacana

▲ *Les Polychètes errantes, comme leur nom l'indique, mènent une vie libre;* **Eulalia viridis** *est une espèce marine.*

G. S. Giacomelli



▶ **Aphrodite aculeata,** *une Polychète errante.*

SYSTÉMATIQUE

On divise les Polychètes en Errantes et en Sédentaires ou Tubicoles, et on y annexe les Archiannélides.

Groupe des Polychètes errantes

Le corps de ces Polychètes est généralement vermiforme, à segments nombreux, à peu près tous semblables entre eux, sauf les premiers qui avoisinent la bouche. Les parapodes sont uniramés ou biramés, à rames peu dissemblables munies d'acicules. Les Polychètes errantes sont réparties en dix-sept familles dont nous ne traiterons que quelques-unes.

La famille des **Aphroditidés** est caractérisée par certains cirres pédiaux dorsaux, transformés en lames aplaties (élytres), et recouvrant le dos. Elle contient, entre autres, les genres *Aphrodite, Hermione, Lepidonotus, Harmothoe, Polynoe* et *Lagisca*.

La famille des **Syllidés** comprend des Polychètes de petite taille, au corps allongé. Les parapodes sont uniramés et dépourvus de branchies. Il existe des cirres dorsaux et ventraux. La reproduction peut s'effectuer selon diverses modalités. On y trouve les genres *Syllis, Odontosyllis, Pionosyllis, Exogone* et *Autolytus*.

Les **Néréidés** ont un grand prostomium, avec quatre yeux, deux antennes et deux palpes; ils possèdent une trompe dévaginable, avec deux mandibules et de petites dents cornées. Les formes épitoques sont appelées *Heteronereis* (genres *Nereis, Perinereis* et *Platynereis*).

La famille des **Eunicidés** est constituée par des Annélides souvent de grande taille, qui possèdent un appareil masticatoire complexe. Il y a souvent des branchies cirriformes ou pectinées, situées au milieu du cirre dorsal. Nous citerons les genres *Eunice, Marphysa, Diopatra, Onuphis*.

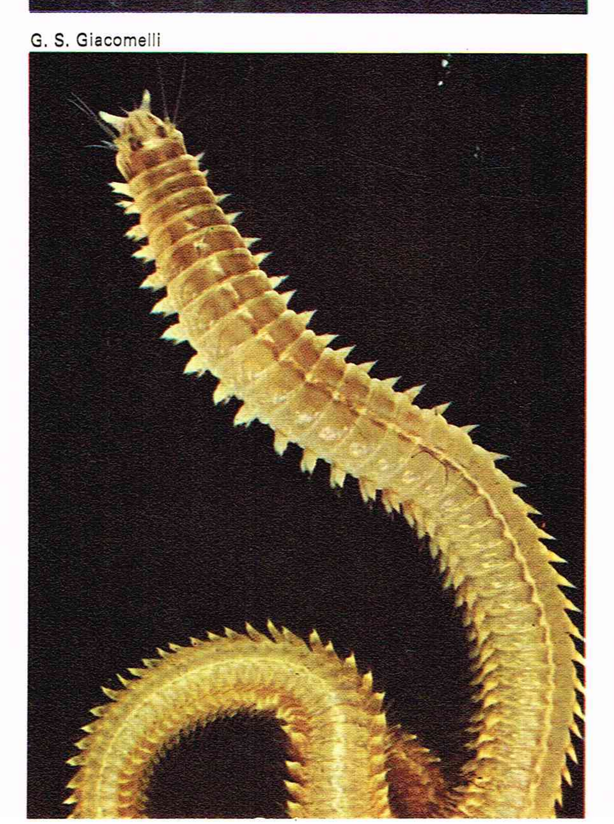
Groupe des Polychètes sédentaires

Les Polychètes sédentaires ont le corps souvent divisé en deux régions. La tête est petite, peu distincte ou profondément modifiée. Les parapodes sont généralement dépourvus d'acicule. Les rames ventrales sont armées de soies à crochets, ou *uncini*. Les branchies sont ordinairement réparties dans une région déterminée. La trompe est dépourvue de mâchoires. Habituellement tubicoles, les Sédentaires comprennent vingt et une familles; nous ne parlerons que de quelques-unes.

Les **Chætoptéridés** ont un corps divisé en deux ou trois régions, très dissemblables. Leur prostomium est petit; les cirres tentaculaires sont présents. Ils vivent dans un tube corné. Les *Chaetopterus* émettent un mucus luminescent.

Les **Arénicolidés** possèdent des segments formant des anneaux secondaires; leurs parapodes sont biramés. Les

G. S. Giacomelli



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



▶ *A gauche, une Polychète errante appartenant à la famille des Néréidés; on peut observer le premier segment ou prostomium portant les yeux, les palpes, les antennes et des cirres, et tous les segments pourvus de parapodes et constituant le métastomium. A droite,* **Bispira volutacornis,** *une Polychète sédentaire vivant dans un tube membraneux; seule dépasse la couronne tentaculaire.*

branchies forment des touffes sur les parapodes des segments abdominaux *(Arenicola)*.

Les **Sabellariidés** ont un corps vermiforme composé de trois régions et possèdent des branchies cirriformes sur nombre de leurs segments. Ils vivent dans des tubes de sable, souvent réunis en groupes nombreux (le genre le mieux connu est représenté par les *Sabellaria*).

Les **Sabellidés** possèdent une couronne tentaculaire, circulaire ou en spirale, multicolore, et habitent un tube membraneux, le plus souvent corné ou muqueux. Nous citerons chez eux les genres *Sabella, Spirographis, Branchiomma, Jasmineira, Myxicola*.

Les **Serpulidés** se distinguent des Sabellidés par la présence d'un tube calcaire souvent enroulé en spirale et très rarement libre, muni d'un opercule calcaire, corné ou membraneux. Il y a aussi une membrane thoracique. Citons, entre autres, *Serpula*.

Groupe des Archiannélides

Comme nous l'avons vu plus haut, les Archiannélides constituent un groupe hétérogène d'Annélides de petite taille dont les affinités sont à rechercher parmi les Polychètes. Malgré leur nom, un grand nombre de leurs caractères ne sont pas primitifs.

Ce groupe comprend une dizaine de genres, répartis en trois familles très différentes.

La famille des **Protodrilidés** comprend, entre autres, le genre marin *Polygordius*, dont les différentes espèces vivent dans le sable grossier ou sur les fonds caillouteux et englobent les plus grandes Archiannélides (jusqu'à 10 cm de longueur et même plus). On rencontre de nombreuses espèces du genre *Protodrilus* le long de nos côtes; *Saccocirrus* se trouve communément en Méditerranée.

La famille des **Dinophilidés** comprend le genre type *Dinophilus*, de taille minuscule et n'ayant que quelques segments ciliés.

La famille des **Nérillidés** compte divers genres marins (*Nerilla, Mesonerilla, Nerillidium*, etc.) et le genre *Troglochaetus*, des eaux douces souterraines.

OLIGOCHAETA

Les Oligochètes sont des Annélides modifiées par l'adaptation à la vie terrestre ou dans les eaux douces et appelées, d'une façon générale, « Vers de terre ». Les espèces marines ou littorales sont plus rares; quelques-unes sont parasites.

Le corps des Oligochètes est divisé en segments où sont insérées des soies peu nombreuses; il n'y a ni cirres ni parapodes. Le prostomium est petit et porte ventralement la bouche. L'ouverture anale est située sur le pygidium


G.S. Giacomelli


G. Relini

▲ *Les Serpulidés habitent des tubes calcaires généralement fixés au substratum et fermés par un opercule; par l'orifice sort la couronne tentaculaire (à gauche); ces Polychètes sédentaires peuvent parfois être très abondantes sur les rochers submergés (à droite).*

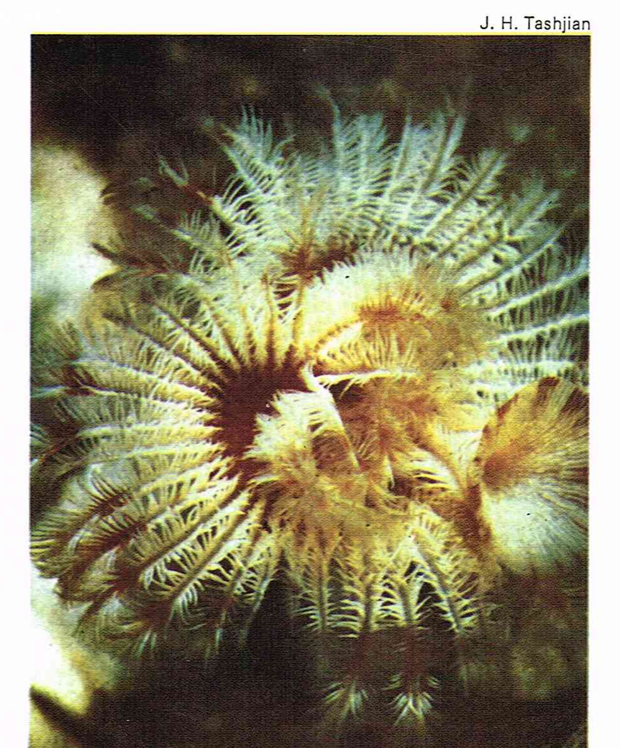
qui est généralement peu développé. La taille des Oligochètes varie de quelques millimètres à plus de 2 m, chez des Vers de terre géants des régions tropicales. La coloration du corps des Oligochètes est généralement due à la transparence de la paroi de leur corps qui permet de voir les liquides organiques circulant et le contenu du tube digestif. Il est toutefois des espèces chez qui la coloration est due à des pigments du tégument uniformément distribués sur presque tout le corps.

Organisation générale

Paroi du corps. L'épiderme, formé par un épithélium monostratifié, est composé par différents types de cellules : de revêtement, glandulaires, basales, sensorielles et pigmentaires. Les cellules glandulaires sont essentiellement mucipares. En dessous de l'épiderme, les cellules basales ont un rôle important dans le processus de régénération et de reproduction asexuée. Au moment de la reproduction, quelques segments situés au tiers de la longueur du corps de l'Animal se modifient profondément : le tégument présente un renflement épidermique, interrompu ventralement, dû à la multiplication des cellules muqueuses : c'est le *clitellum* (d'où le nom d'Annélides

J. H. Tashjian

J. H. Tashjian



◀ *Extrémité antérieure d'un Serpulidé; à gauche, l'individu est rétracté dans son tube fermé par un opercule; à droite, la couronne de tentacules est déployée et précédée par l'opercule.*



▶ *Les lombrics* (**Lumbricus terrestris**) *ingurgitent une grande quantité de terre et circulent dans le sol à l'intérieur de galeries; ils contribuent à ameublir le sol et à l'enrichir en certaines substances nécessaires au développement des plantes.* P. Castel - Jacana



▲ *La transparence de ces deux Oligochètes permet d'observer les organes internes.* A. Margiocco

clitellates donné aux Oligochètes et aux Hirudinés). L'épiderme est recouvert par une cuticule iridescente, sécrétée par les cellules de l'épiderme lui-même. En dessous de l'épiderme existe une tunique musculaire formée par deux couches : l'une externe, circulaire, et l'autre interne, longitudinale.

Cœlome et liquide cœlomique. Le cœlome est normalement très vaste et divisé par des cloisons ou *dissépiments* en segments répétant la métamérie externe. Le liquide cœlomique, généralement blanchâtre, contient des *cœlomocytes* dont une partie exerce des fonctions phagocytaires de défense (contre les Bactéries) et l'autre participe aux fonctions de nutrition. Le cœlome communique fréquemment avec la surface du corps grâce à des pores dorsaux. La cavité cœlomique est délimitée par un épithélium péritonéal formé de cellules aplaties. L'épithélium péritonéal, situé autour du tube digestif et des gros vaisseaux sanguins, est constitué par de grosses cellules formant le tissu chloragogène qui a un rôle très important dans le métabolisme des glucides et des protides.

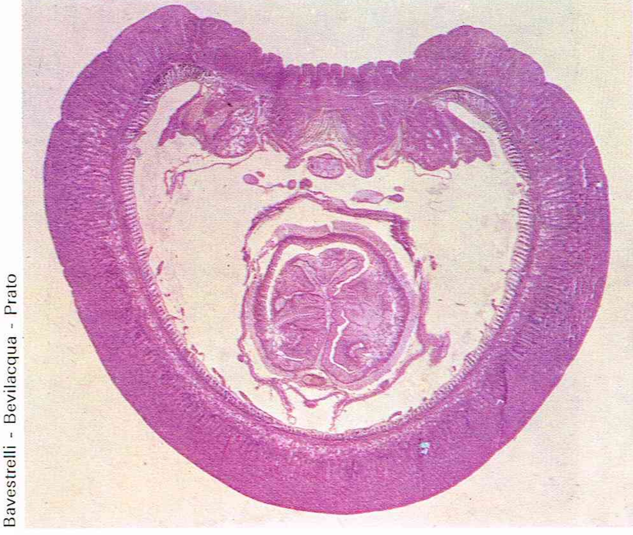
L'*appareil digestif* est rectiligne. A la bouche, généralement inerme, succède un pharynx presque toujours pourvu d'un renflement dorsal complexe (bulbe pharyngien). Il est suivi d'un œsophage pourvu de différenciations, variables suivant le mode d'alimentation et dont l'épithélium peut être cilié (Limicoles) ou non (Terricoles). Chez les Terricoles, il s'y ajoute des diverticules sacciformes, à parois plissées, appelés *glandes de Morren*. La plus grande partie du tube digestif est constituée par l'intestin, dont la structure est uniforme jusqu'à l'anus. Chez les Terricoles, l'intestin présente le plus souvent une invagination médio-dorsale, ou *typhlosolis*, servant à augmenter la surface intestinale.

Système nerveux et organe des sens. Nettement métamérisé, le système nerveux central est composé de deux ganglions supra-œsophagiens dorsaux reliés par un collier péri-œsophagien à une chaîne nerveuse ventrale possédant en principe un ganglion par segment. De chaque ganglion de la chaîne ventrale partent trois paires de nerfs segmentaires : l'un antérieur, isolé, et deux autres postérieurs, très rapprochés ou soudés à l'origine. Après un bref parcours libre dans le cœlome, les nerfs segmentaires atteignent la musculature (plexus intra-musculaire) et l'épiderme (plexus sous-épithélial). Tous les Oligochètes, à l'exception des Branchiobdellidés et des Æolosomatidés, ont un système de fibres nerveuses multicellulaires de grande taille, incluses dans le canal nerveux central, et appelées fibres géantes. Chez les Oligochètes, il n'existe pas d'organes des sens bien différenciés. On a toutefois démontré que ces Animaux possèdent une grande sensibilité aux stimuli lumineux et aux excitations mécaniques et chimiques de diverses sortes.

L'*appareil circulatoire* est clos et composé, dans le cas le plus simple, d'un vaste sinus péri-intestinal. De ce sinus part un vaisseau dorsal où le sang circule vers l'avant. Le sang passe ensuite par deux commissures dans un vaisseau ventral, où il circule d'avant en arrière, puis regagne le sinus péri-intestinal par une série de gros vaisseaux. Chez les Oligochètes les moins évolués, le sang est incolore; chez tous les Terricoles, il est rouge par suite de la présence d'*érythrocruorine*, qui est proche de l'hémoglobine et se trouve en solution dans le plasma, qui contient aussi du glucose, des lipides et des acides aminés libres. Le sang est le véhicule des produits solubles de la digestion; en outre, il a un rôle très important dans les échanges respiratoires, par suite de la présence de l'érythrocruorine.

Appareil respiratoire. La plupart des Oligochètes ne possèdent pas d'organes respiratoires différenciés; leurs échanges gazeux se font par toute la surface du corps.





▶ *Un lombric,* **Lumbricus terrestris** *(à gauche). Coupe transversale d'un lombric mettant en évidence la tunique musculaire (à droite).* G. Mazza — Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

Chez les espèces de petite taille, cela a lieu par simple diffusion ; chez les gros Terricoles, l'épiderme est traversé par un système de capillaires, et c'est tout le tégument qui tient lieu d'appareil respiratoire.

L'*appareil excréteur* est constitué de *métanéphridies,* qui, dans le cas le plus simple, sont au nombre de deux par segment (sauf le premier et le dernier). Ce sont les *holonéphridies,* par opposition aux *méronéphridies,* qui peuvent se compter par centaines dans le même métamère. Les holonéphridies débouchent dans le cœlome par un *néphrostome* cilié qui se continue dans le segment suivant par un canal néphridial plus ou moins long s'ouvrant dans un pore excréteur externe (le *néphridiopore*) situé latéro-ventralement. Les méronéphridies peuvent déboucher à la surface du corps ou dans le tube digestif.

Appareil reproducteur. Tous les Oligochètes sont hermaphrodites. Les gonades, toujours nettement différenciées, consistent normalement en une ou deux paires de testicules situées en avant de la paire (ou plus rarement des deux paires) d'ovaires. Les gonades sont généralement localisées dans la région antérieure du corps, entre le dixième et le treizième segment. Les gamètes sont évacués par deux gonoductes munis chacun d'un pavillon cilié situé près du dissépiment opposé à celui où prolifère la gonade et se continuant par un canal efférent ou un oviducte (suivant qu'il correspond à un testicule ou à un ovaire). Il aboutit à l'extérieur par un pore génital. Chez les Ælosomatidés, les gonoductes sont absents et leur fonction est remplie par les néphridies.

Reproduction

Reproduction sexuée. L'accouplement a lieu entre deux individus *protérandriques,* c'est-à-dire chez lesquels les spermatozoïdes sont déjà formés, mais dont les œufs n'ont pas encore atteint leur maturité. Les deux individus s'unissent par la face ventrale du clitellum, tête-bêche, de telle sorte que le pore génital mâle d'un des partenaires corresponde au pore femelle de l'autre et réciproquement. Les spermatozoïdes de chaque individu, accumulés dans les spermathèques, passent dans les réceptacles séminaux de l'autre, qui sont de simples invaginations du tégument. Chacun des clitellums sécrète une ceinture de mucus ainsi que le cocon qui contient les œufs. Le développement est direct et aboutit à un jeune ressemblant à l'adulte.

Reproduction asexuée. De nombreux Limicoles se reproduisent par scissiparité (division transversale du corps), selon deux types principaux : l'*architomie,* où l'ensemble des phénomènes de régénération se déroule après la division du corps en segments égaux ou *schizozoïtes,* et la *paratomie,* où la séparation des schizozoïtes est précédée d'une régénération.

Écologie

Les Oligochètes se nourrissent de détritus organiques variés et vivent dans les eaux marines ou douces et dans le sol humide. Les types prédateurs sont exceptionnels ainsi que les parasites. Du point de vue agricole, les Oligochètes terricoles sont très importants : ils vivent dans le sol et ingurgitent une grande quantité de terre. L'action exercée par les lombrics sur le sol est aussi bien mécanique que chimique. En effet, leurs mouvements ameublissent le sol. Du point de vue chimique, on a démontré que la terre passant par leur tube digestif s'enrichit en substances nécessaires au développement des Végétaux. Ce sont les lombrics qui produisent la plus grande quantité d'humus recouvrant la surface terrestre.



▲ ***Coupe longitudinale d'une partie de lombric, mettant en évidence les métamères.***

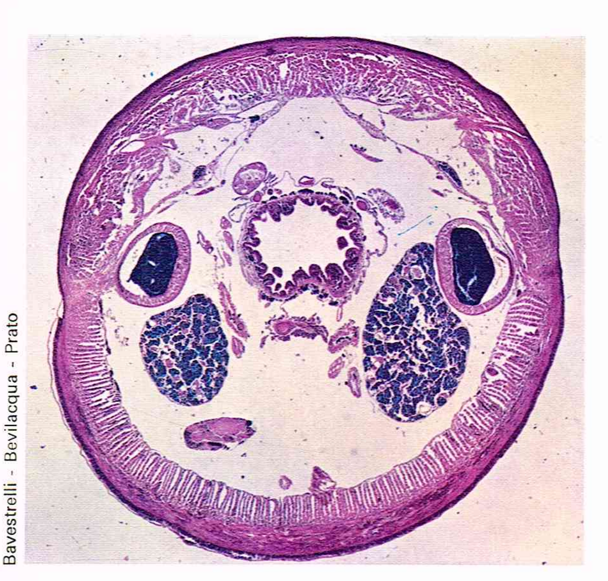
SYSTÉMATIQUE

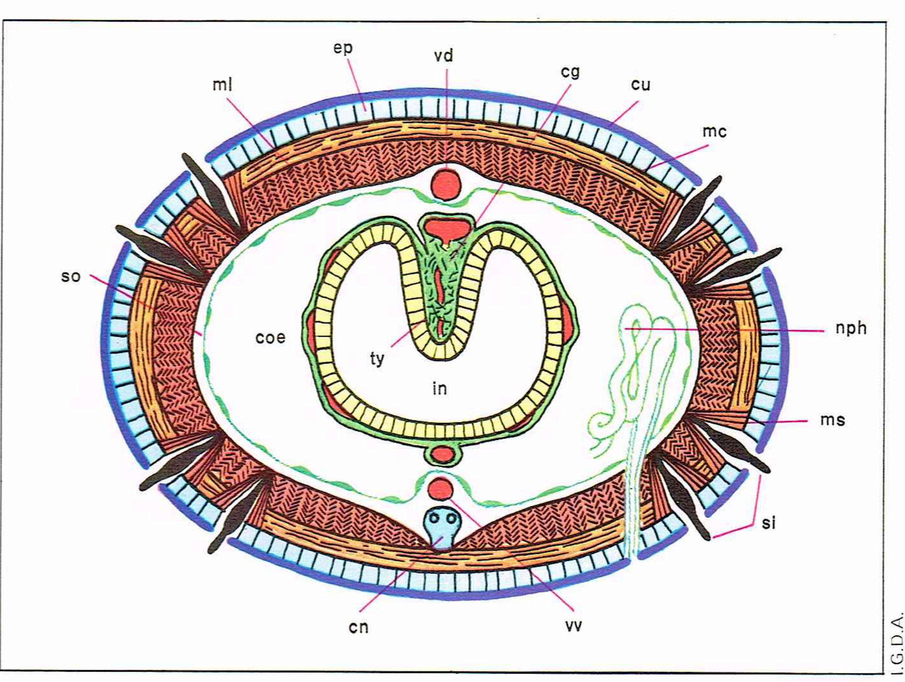
La classification la plus souvent adoptée divise les Oligochètes en quatre ordres, d'après la position des pores mâles par rapport aux segments testiculaires et la situation des spermathèques par rapport à la région des gonades.

Ordre des Plésiopores plésiothèques

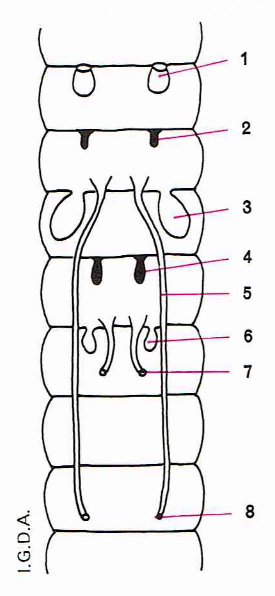
Les pores mâles sont situés sur le segment qui suit le segment testiculaire et les spermathèques sont absentes ou se trouvent dans la région des segments génitaux.

Les **Ælolosomatidés** *(Aeolosoma, Potamodrilus)* ne dépassent pas 5 mm de longueur. Ils sont limicoles et répandus dans tous les continents. Ils se reproduisent surtout par multiplication asexuée.





▼ ***A gauche, coupe transversale d'un lombric, au niveau des gonades. A droite, représentation schématique d'une coupe transversale d'Oligochète : vd, vaisseau dorsal; cg, tissu chloragogène; cu, cuticule; mc, muscles circulaires; nph, néphridies; ms, muscles des soies; si, soies; vv, vaisseau ventral; cn, chaîne nerveuse; so, somatopleure; ml, muscles longitudinaux; ep, épiderme; coe, cœlome, ty, typhlosolis; in, intestin.***



▲ *Schéma de l'appareil génital d'un Oligochète : 1, spermathèque; 2, testicules; 3, vésicule séminale; 4, ovaire; 5, canal déférent; 6, réceptacle des œufs; 7, orifice génital femelle; 8, orifice génital mâle.*
▶ *Représentation schématique de* **Hirudo medicinalis** *en vue dorsale (à gauche) et ventrale (à droite); ye, yeux; an, anus; vp, ventouse postérieure; va, ventouse antérieure; pgm, pore génital mâle; pgf, pore génital femelle.*
▼ *Coupe transversale schématique du corps d'une Hirudiné : sd, sinus cœlomique dorsal; ep, épiderme; cu, cuticule; mc, muscles circulaires; ml, muscles longitudinaux; sc, sinus cœlomique; nph, néphridie; sv, sinus cœlomique ventral; cn, chaîne nerveuse; tb, tissu botryoïdal; md, muscle dorso-ventral; in, intestin.*

Les **Naïdidés**, avec les genres *Chaetogaster, Pristina,* et *Nais,* sont également de petite taille et vivent en eau douce. La multiplication asexuée, fréquente, a lieu presque toujours par paratomie avec formation de chaînes. Les *Chaetogaster* sont prédateurs.

Les **Tubificidés**, avec *Tubifex* et *Branchiura,* sont des petits Oligochètes limicoles, de couleur généralement rougeâtre, toujours aquatiques.

Ordre des Plésiopores prosothèques

Les pores mâles sont localisés sur le segment qui suit le segment des testicules, et les spermathèques sont situées très en avant des organes génitaux.

Cet ordre ne comporte que la famille des **Enchytræidés**, dont la répartition géographique est mondiale. Ces Oligochètes, généralement terrestres ou littoraux, comprennent les genres *Enchytraeus, Pachydrilus* et *Parergodrilus.*

Ordre des Prosopores

Les pores mâles sont situés dans le même segment que les testicules correspondants, ou dans celui de la dernière paire de testicules.

Les **Lumbriculidés** comptent de nombreuses espèces dulçaquicoles, surtout communes dans les régions froides et tempérées de l'hémisphère Nord. Les genres les plus importants sont *Lumbriculus* et *Agriodrilus.*

Les **Branchiobdellidés** ne possèdent pas de soies et leurs derniers segments sont transformés en ventouse. Ils vivent en ectoparasites ou en ectocommensaux de Crustacés d'eau douce.

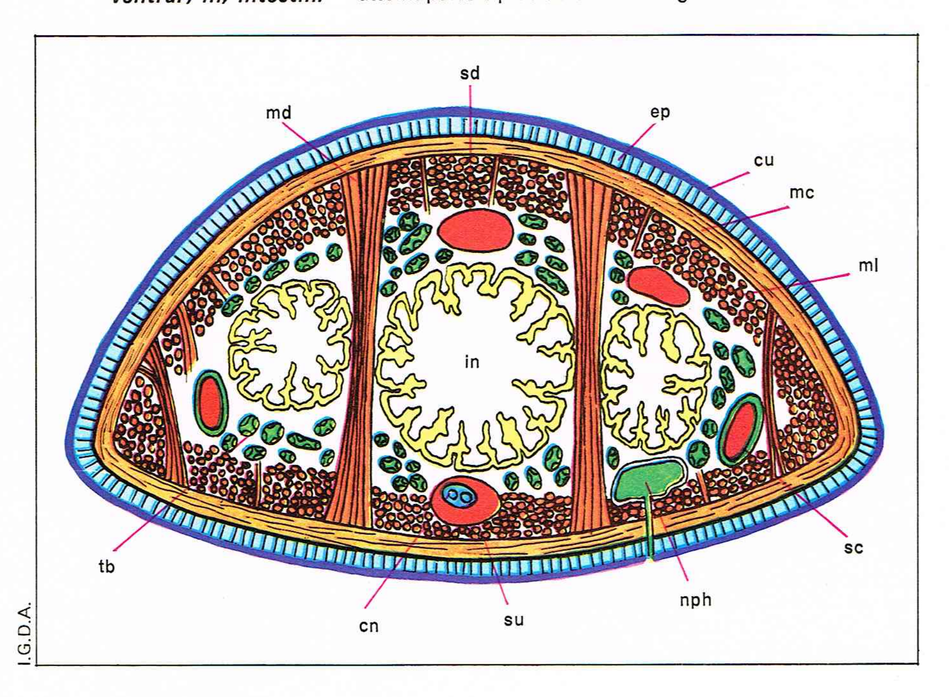
Ordre des Opisthopores

Les pores mâles sont situés en général plus d'un segment en arrière de la dernière paire de testicules. Il n'y a jamais de multiplication asexuée. On les divise en trois séries suivant leur *chétotaxie* (distribution des soies) et leurs organes génitaux. Nous les évoquerons brièvement.

Les *Haplotaxina* englobent des formes primitives qui vivent dans les eaux douces et les fissures de sols très humides.

Les *Lumbricina* renferment la plupart des Vers de terre avec les genres *Eisenia, Allolobophora, Lumbricus* (famille des Lumbricidés) et la famille des Glossoscolécidés avec *Thamnodrilus.* Ils sont très répandus, surtout dans les régions tropicales.

Les *Megascolecina* forment l'ensemble le plus riche en espèces d'Oligochètes. Les soies sont souvent nombreuses, disposées en ceinture autour du corps *(Pheretima). Megaloscolides australis,* de l'hémisphère Sud, atteint parfois plus de 3 m de long.



HIRUDINEA

Les Hirudinés sont des Annélides libres ou ectoparasites, encore appelées Sangsues, généralement dulçaquicoles, mais aussi terrestres ou marines. Elles ne portent ni parapodes ni soies. L'extrémité antérieure est modifiée en ventouse buccale et l'extrémité postérieure porte une ventouse discoïdale. Le nombre des segments du corps est constant, mais ne correspond pas aux annelures externes. Les Hirudinés sont hermaphrodites et les individus matures possèdent un clitellum.

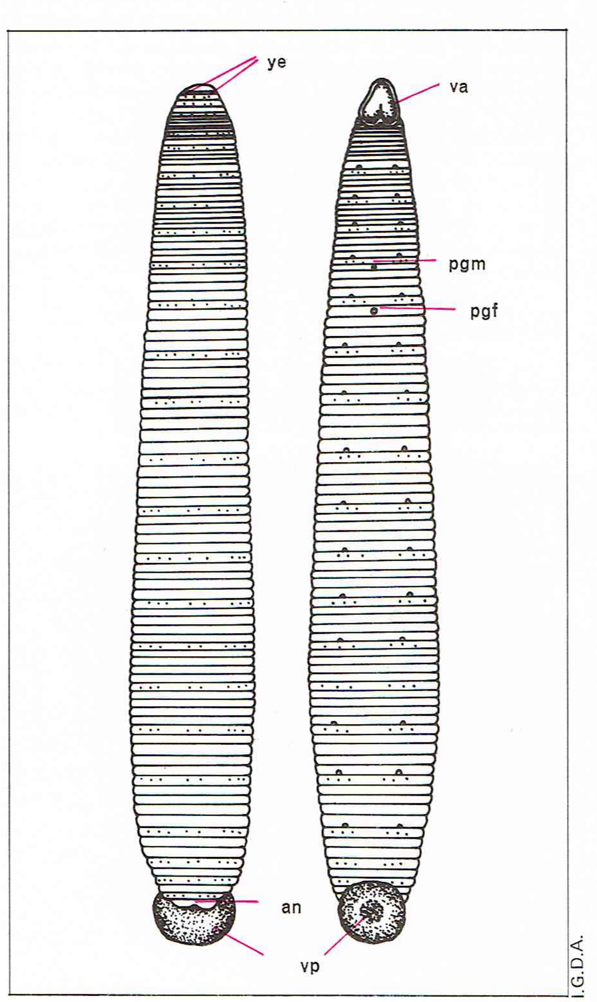
Ces Animaux mesurent généralement quelques centimètres de longueur et leur coloration est variable; la couleur peut changer à la suite de divers stimuli.

Organisation générale

La *paroi du corps.* L'épiderme, monostratifié, recouvert par une cuticule plus ou moins épaisse selon les régions du corps et les espèces, est interrompu par de petits orifices correspondant aux glandes cutanées. Sous l'épiderme se trouve une couche de tissu conjonctif qui forme le derme, riche en glandes mucipares. La musculature est très développée : il existe des muscles circulaires, longitudinaux et dorso-ventraux.

La *cavité du corps* est un cœlome réduit, formé par un système compliqué de lacunes, et plus ou moins étouffé par le développement du cœlenchyme qui est un tissu de remplissage appelé tissu *botryoïdal* auquel on attribue le même rôle que le tissu chloragogène des Oligochètes.

L'*appareil digestif* est composé de trois parties. La partie antérieure, d'origine ectodermique, comporte la cavité buccale, le pharynx et l'œsophage. Certaines Hirudinés possèdent une trompe dévaginable (Rhynchobdelles); les autres sont munies soit de trois mâchoires dentées (Gnathobdelles), soit d'un puissant pharynx (Pharyngobdelles). La région moyenne, ou estomac, d'origine endodermique, est accompagnée de cæcums



portant des valvules où séjourne le sang ingéré. La région terminale, également d'origine endodermique, est celle où a lieu la digestion ; elle se termine par un canal rectal qui débouche à l'anus dorsal.

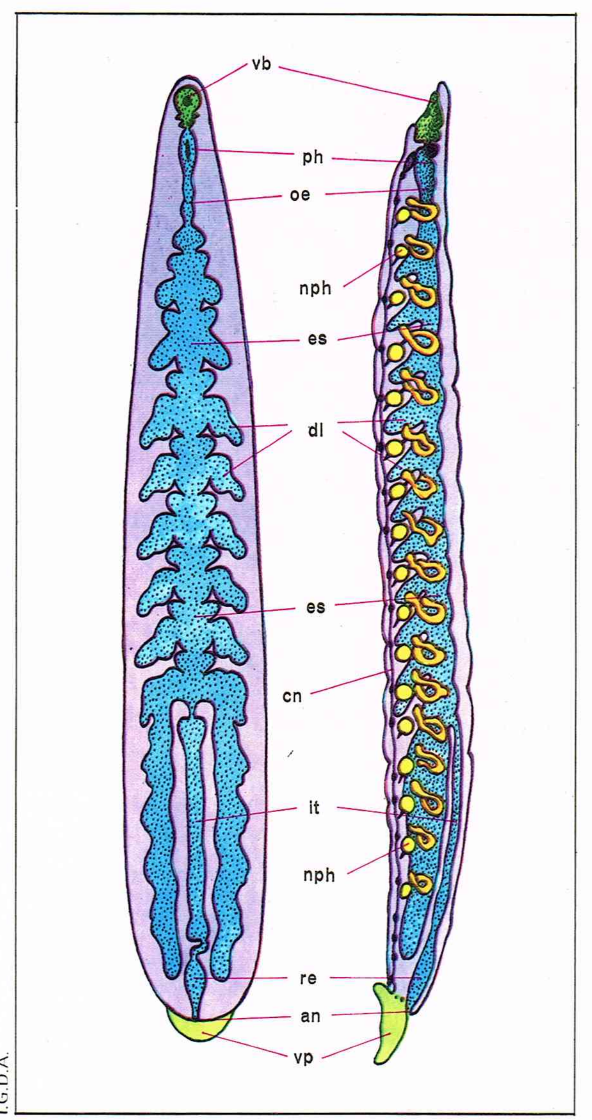
Système nerveux et organes des sens. Le système nerveux est plus complexe que celui des autres Annélides. On y distingue un système nerveux central comprenant une masse péripharyngienne, une chaîne ventrale à *neuromères* distincts, une masse postérieure de neuromères accolés au niveau de la ventouse postérieure, un système nerveux périphérique constitué par les nerfs qui partent du système nerveux ventral et qui innervent les viscères et les téguments et un système sympathique. Les organes des sens sont représentés par des yeux céphaliques, des papilles sensitives tégumentaires et segmentaires et des cellules tactiles.

Système circulatoire. Chez les Rhynchobdelles, il existe un système vasculaire clos à paroi contractile consistant essentiellement en un vaisseau dorsal et un vaisseau ventral réunis aux deux extrémités du corps par un certain nombre d'anses vasculaires. Le sang, souvent incolore, constitué de plasma et de quelques amibocytes à rôle phagocytaire, y circule toujours dans la même direction. Chez les Arhynchobdelles, il n'y a pas d'appareil circulatoire : le système cœlomique se transforme partiellement en vaisseaux et la lymphe acquiert physiologiquement le rôle du sang. Le système lacunaire peut contenir de l'hémoglobine en solution.

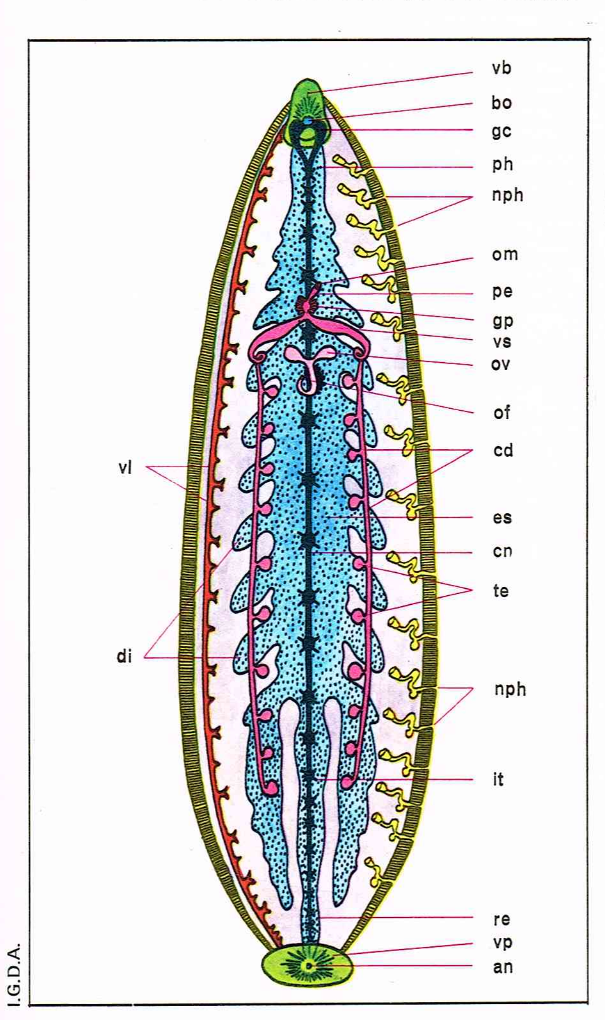
Respiration. Il n'existe généralement pas d'appareil respiratoire, les échanges gazeux s'effectuant à travers l'épiderme. Certaines espèces, parasites de Poissons marins, portent des replis cutanés qui, physiologiquement, paraissent avoir la valeur de branchies.

L'*appareil excréteur* est constitué par quatorze à dix-sept paires de néphridies métamériques munies d'un néphrostome cilié s'ouvrant dans le sinus cœlomique médio-ventral et suivi d'une capsule mésodermique contenant des éléments phagocytaires. La capsule est associée à un néphridium ectodermique parcouru par le canal néphridial qui s'ouvre au néphridiopore. Chez les Hirudinés supérieures, le tissu botryoïdal joue le rôle de rein d'accumulation.

Appareil génital. Toutes les Sangsues sont hermaphrodites. Les organes génitaux s'ouvrent médio-ventralement, dans la région clitellienne, sur les segments dix et onze. L'appareil génital mâle se compose d'un nombre variable de testicules disposés métamériquement et reliés par un canal efférent au canal déférent situé de chaque côté du corps. Celui-ci s'élargit en avant en vésicule séminale et se termine en canal éjaculateur. Les deux canaux éjaculateurs aboutissent à l'atrium, qui, dans les genres à organes copulateurs, se continue par un pénis exsertile. Il y a un seul orifice mâle, toujours situé en avant de l'orifice femelle. L'appareil génital femelle consiste en une seule paire d'ovaires contenus dans les ovisacs (sacs cœlomiques allongés). Il en part deux courts oviductes qui confluent dans un vagin s'ouvrant par le pore génital femelle.



◀ *Schéma de l'appareil digestif de la Sangsue commune ; à gauche, en vue dorsale, à droite, en vue latérale ; vb, ventouse buccale ; ph, pharynx, oe, œsophage ; nph, néphridie ; es, estomac ; di, diverticules de l'estomac ; cn, chaîne nerveuse ; it, intestin terminal ; re, rectum ; an, anus ; vp, ventouse postérieure.*



◀ *Organisation interne d'une Hirudiné : vb, ventouse buccale ; bo, bouche ; gc, ganglion cérébroïde ; ph, pharynx ; nph, néphridies ; om, orifice génital mâle ; pe, pénis ; gp, glande prostatique ; vs, vésicule séminale ; ov, ovaire ; of, orifice génital femelle ; cd, canal déférent ; es, estomac ; cn, chaîne nerveuse ; te, testicules ; it, intestin terminal ; re, rectum ; vp, ventouse postérieure ; an, anus ; vl, vaisseau latéral ; di, diverticules de l'estomac.*

Reproduction

La reproduction est uniquement sexuée et l'accouplement peut avoir lieu de deux façons différentes, soit par implantation de spermatophores dans la paroi du conjoint (fécondation hypodermique), la fécondation étant alors réciproque, soit par introduction du pénis d'un des partenaires dans le vagin de l'autre ; la fécondation est alors unilatérale. Les œufs fécondés sont pondus dans des cocons de consistance variable qui contiennent souvent un liquide albumineux servant de nourriture à l'embryon. La segmentation est de type spiral et le développement est direct.



Photo J. Six

▲ *Les Sangsues (ici* **Hirudo medicinalis)** *se déplacent en fixant alternativement leurs ventouses, mais elles peuvent aussi nager.*

Écologie. Parasitologie

Les Hirudinés peuplent la plupart des milieux aquatiques, où les facteurs limitatifs paraissent être la température et la forte acidité des eaux. La majorité d'entre elles sont strictement sanguinivores, mais un certain nombre sont prédatrices; elles possèdent toutes une extraordinaire résistance au jeûne. Les Rynchobdelles perforent les téguments de leurs victimes à l'aide de leur trompe et les Gnathobdelliformes le font grâce à leurs mâchoires. Le sang est rendu incoagulable par l'*hirudine*, substance sécrétée par les glandes buccales; l'hémorragie est donc durable chez la victime. Les Sangsues sont habituellement des parasites temporaires qui abandonnent leur hôte après le repas, mais certaines espèces se fixent à demeure sur leur victime. Les Sangsues ont également une grande importance en parasitologie du fait des parasites qu'elles renferment. Ces derniers peuvent leur être propres ou continuer leur évolution dans un autre hôte. La Sangsue sert alors d'hôte intermédiaire.

SYSTÉMATIQUE

Les Hirudinés sont divisées en quatre ordres :

Ordre des Acanthobdelliformes

Cet ordre ne comprend qu'un seul genre, *Acanthobdella*, et une seule espèce, *A. peledina*, parasite des Poissons Salmonidés du lac Baïkal. Elle est particulièrement intéressante, car elle présente un certain nombre de caractères communs avec les Oligochètes, notamment la présence de soies sur le corps et l'absence de ventouse antérieure.

Ordre des Rhynchobdelliformes

Ce sont des Sangsues à trompe évaginable avec un système vasculaire développé. Il n'y a pas d'espèces terrestres. On distingue deux familles. Les *Glossiphoniidés* sont dulçaquicoles et parasitent des Mollusques et des Amphibiens. On y trouve les genres *Marsupiobdella, Glossiphonia* et *Haementeria*. Les *Piscicolidés* vivent aussi bien dans les eaux douces qu'en mer et sont essentiellement parasites de Poissons. Les genres sont *Piscicola, Pontobdella* et *Cystobranchus*.

Ordre des Gnathobdelliformes

Ce sont des Sangsues aquatiques ou terrestres dont le pharynx est armé en général de trois mâchoires dentées. Il n'y a pas de système vasculaire distinct du cœlome ni de spermatophores. On y distingue deux familles : les *Hirudinés* et les *Hæmadipsidés*. Chez les Hirudinés, *Hirudo medicinalis* est carnivore à l'état juvénile alors que l'adulte se nourrit du sang des Mammifères.

Ordre des Pharyngobdelliformes

Ce sont des Sangsues qui habitent les eaux douces ou la terre humide et sont essentiellement prédatrices. Le pharynx est peu musclé, sans mâchoires, mais très long. L'ordre comprend cinq familles ; citons le genre *Erpobdella*, qui se nourrit de Mollusques et de Planaires.

BIBLIOGRAPHIE

AVEL M., *Classe des Annélides Oligochètes,* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* t. V, fasc. 1, p. 224 à 470, Paris, 1959. - BEAUCHAMP P. de, *Archiannélides,* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* t. V, fasc. 1, p. 197 à 223, Paris, 1959. - DAWYDOFF C., *Ontogenèse des Annélides,* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* t. V, 1, p. 594 à 686, Paris, 1955. - FAUVEL P., *Polychètes errantes,* in *Faune de France,* 5, p. 1 à 488, Paris, 1923; *Polychètes sédentaires,* in *Faune de France,* 16, p. 1 à 494, Paris, 1927; *Classe des Annélides Polychètes,* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* t. V, 1, p. 13 à 196, Paris, 1955. - HARANT H. et GRASSÉ P.-P., *Classe des Annélides achètes ou Hirudinés ou Sangsues,* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* t. V, fasc. 1, Paris, 1959. - HARTMAN O., *Catalogue des Annélides Polychètes du monde* (Catalogue of Polychaetous Annelids of the World), I et II, Allan Hancock Found. Publ. Occas. Paper, n° 23, p. 1 à 628, 1959. - LASSERRE P., *Oligochaeta. Taxonomy and Ecology, Smith Contr. Zool.,* 76, p. 71 à 90, 1971. - MICHAELSEN W., *Oligochètes. Das Tierreich,* 10. Lieferung. *Fredländer,* 575 p., Berlin. - REMANE A., *Archiannelida. Tierwelt der Nord und Ostsee.* 6 (1), p. 1 à 36, 1932 - STEPHENSON J., *The Oligochaeta.* Oxford Univ. Press, 978 p., 1930. - STOLTE H.A., *Oligochaeta. Bronns Klass u. Ordn. d. Tierreichs,* 4 Band, 3 Ableilung, 3 Buch, 1933-1955.

Les groupes des Myzostomides, Sipunculiens et Échiuriens, aux affinités incertaines avec les autres phylums, ne peuvent s'y rattacher et forment trois classes indépendantes.

MYZOSTOMIDES

Ce sont des Métazoaires mesurant moins de 1 mm, à symétrie bilatérale, aplatis dorso-ventralement, sans accroissement pygidial, mais présentant une certaine métamérie. Ils ont cinq paires de parapodes munis de soies. La bouche possède le plus souvent une trompe protractile.

Les Myzostomides sont des hermaphrodites protérandriques ; l'insémination est réalisée par l'implantation de spermiophores dans la peau. Les œufs mûrissent et sont fécondés dans la cavité cœlomique dorsale. L'œuf donne naissance à une larve trochophore qui subit une métamorphose peu marquée.

Ces organismes marins sont parasites ou commensaux d'Échinodermes et comptent sept genres.



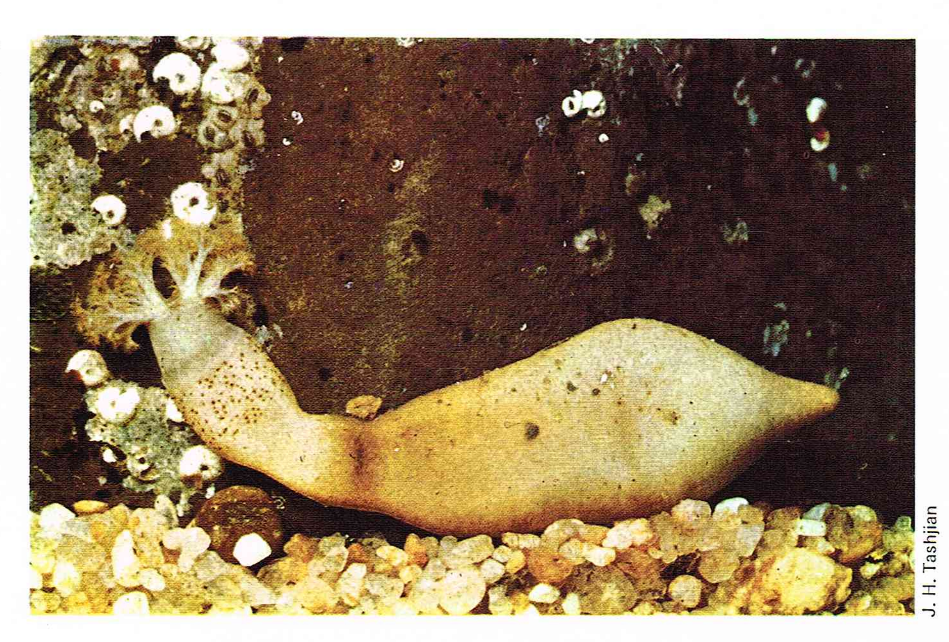
BIBLIOGRAPHIE

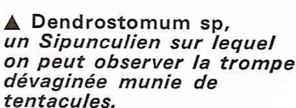
JAGERSTEN G., *Zur Kenntis der Morphologie, Entiwicklung und Taxonomie der Myzostomida,* in *Nova acta Regiae Societ. Scient. Uppsaliensis* (4) vol. 11, nº 8, 84 p., 1940. - PRENANT M., *Classe des Myzostomides,* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* t. V, fasc. 1, p. 714-784, Paris, 1959.

SIPUNCULIDEA

Ce sont des Animaux exclusivement marins dont l'habitat est varié : sable fin, vaseux ou grossier, fentes de rochers, etc. Leur distribution verticale est très vaste, car elle s'étend de la zone intertidale jusqu'aux profondeurs océaniques. Certaines espèces sont cosmopolites, d'autres prédominent dans les zones arctiques et indo-pacifiques.

Leur corps se compose de deux parties : la trompe, ou *introvert,* de longueur variable, située à l'extrémité antérieure, et le tronc. Sous l'action de muscles rétracteurs, l'introvert peut s'invaginer ou se dévaginer ; il porte souvent des crochets. La bouche, située à l'extrémité de l'introvert, est entourée par des tentacules. L'anus s'ouvre à la base de l'introvert en position antéro-dorsale.





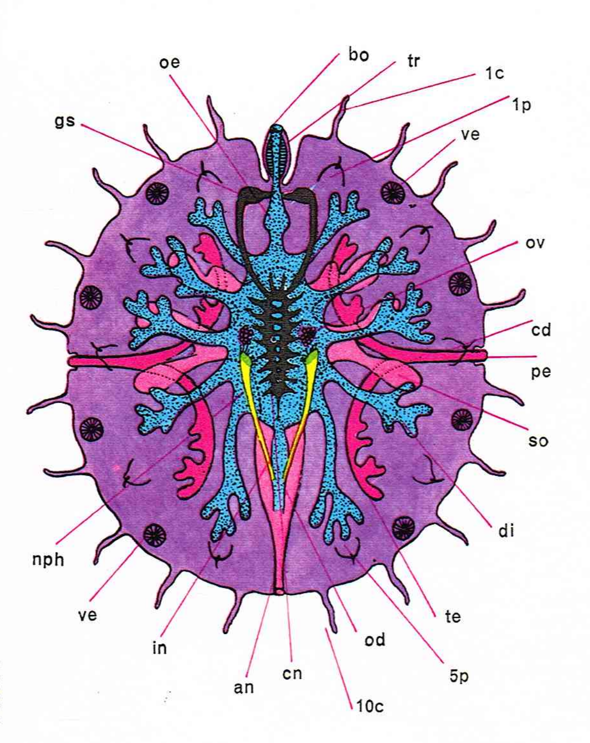
▲ **Dendrostomum sp,** ***un Sipunculien sur lequel on peut observer la trompe dévaginée munie de tentacules.***

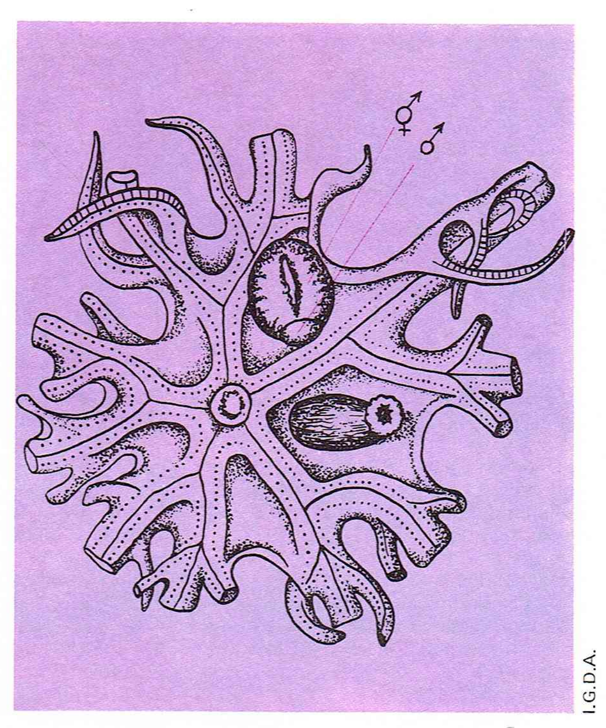
La *paroi du corps* est constituée par une cuticule souvent épaisse, un épiderme monostratifié, un derme d'épaisseur variable renfermant de très nombreux corpuscules glandulaires et sensitifs, et enfin une tunique musculaire avec une couche externe de muscles circulaires et une couche interne de muscles longitudinaux.

La *cavité du corps* est un cœlome tapissé d'un épithélium cilié et renferme tous les organes essentiels. Le liquide cœlomique contient des hématies, des leucocytes, des urnes (cellules glandulaires ciliées), des vésicules dites « énigmatiques » et des cellules sexuelles.

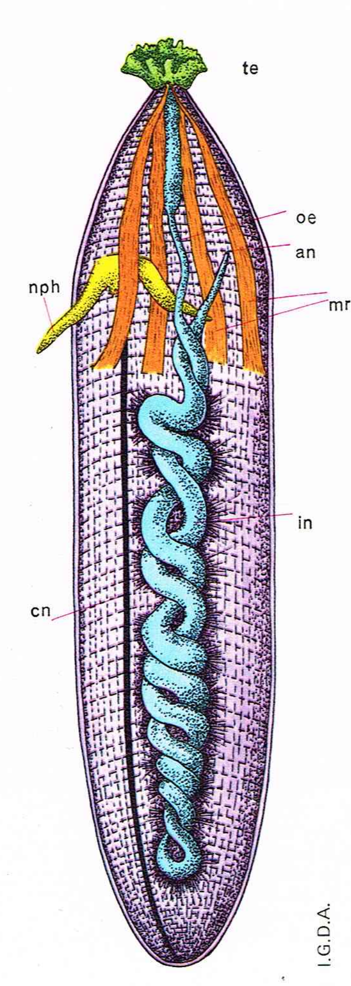
Système nerveux et organes des sens. Le système nerveux comprend un cerveau dorsal bien développé, un collier péri-œsophagien et une chaîne nerveuse ventrale courant tout le long du corps et émettant des nerfs latéraux. Les organes des sens comportent des terminaisons tactiles nombreuses sur la trompe, un organe frontal et un organe nucal pair exerçant une fonction olfactive.

L'*appareil excréteur* se compose d'une ou deux néphridies qui s'ouvrent dans le cœlome par un pavillon cilié et communiquant avec l'extérieur par un néphrostome. Il existe également des cellules péritonéales excrétrices, les chloragogènes. L'appareil circulatoire n'est pas différencié.





◀ ***A gauche, représentation schématique d'un Myzostomide, vu par la face ventrale : bo, bouche ; tr, trompe ; 1c, premier cirre ; 1p, premier parapode ; ve, ventouse ; ov, ovaire ; cd, canal déférent ; pe, pénis ; so, sac ovarien ; di, diverticule intestinal ; te, testicule ; 5p, cinquième parapode ; od, oviducte ; 10c, dixième cirre ; cn, chaîne nerveuse ventrale ; an, anus ; in, intestin ; nph, néphridie ; gs, ganglion supra-œsophagien ; oe, œsophage. A droite, un Myzostomide,*** **Myzostomum glabrum,** ***sur un Crinoïde du genre*** **Antedon ;** ***un adulte hermaphrodite est accouplé à un jeune en phase mâle.***



▲ *Schéma de l'organisation d'un Sipunculien,* Sipunculus nudus : *te, tentacules; oe, œsophage; an, anus; mr, muscles rétracteurs des tentacules; in, intestin; nph, néphridie; cn, cordon nerveux.*

L'*appareil digestif* est libre dans le cœlome, fixé seulement à la paroi du corps par quelques brides mésentériques. Entre la bouche et l'anus il comprend un œsophage cilié, un intestin qui décrit d'abord une spire descendante puis se recourbe et remonte en une spire ascendante, et enfin un rectum.

Appareil reproducteur et développement. Les sexes sont séparés ; la paire de gonades est insérée à la base des muscles rétracteurs ventraux. Les produits génitaux sont évacués par le pore néphridial. La segmentation, de type spiral, produit une gastrula qui donne naissance à une larve trochophore qui passe au stade adulte après une métamorphose très complexe.

Les Sipunculiens comprennent environ deux cent cinquante espèces réparties en treize genres. Citons, entre autres, *Sipunculus nudus,* long de plus de 30 cm, qui vit dans le sable du littoral, et *Golfingia,* qui est cosmopolite.

BIBLIOGRAPHIE

CUÉNOT L., *Sipunculiens, Échiuriens, Priapuliens,* in *Faune de France,* 4, 29 p., 1922. - FISHER W. K., *The Sipunculid Worms of California and Baja California,* in *Proc. U.S. Nat. Mus.,* 102, p. 350-371, 1952. - HYMAN L., *The Invertebrates. Acanthocephales Aschelminthes and Entoprocta,* vol. III, New York, 1951. - TÉTRY A., *Classe des Sipunculiens,* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* t. 5, fasc. 1, p. 785-854, Paris, 1959.

ECHIURIDA

Les Échiuriens sont des organismes marins et benthiques qui vivent dans la vase ou le sable ou dans les fentes de rochers. Leur corps est divisé en deux régions : la trompe et le tronc. La trompe est parfois très extensible, mais jamais rétractile à l'intérieur du tronc; ses bords latéraux forment une gouttière à concavité ventrale qui se ferme près du point d'insertion de la trompe sur le tronc et donne ainsi un canal qui aboutit à la bouche. Le tronc est pourvu d'un appareil sétifère formé de un ou de deux groupes de soies.

La *paroi du corps* est constituée par trois couches : la cuticule, très mince, l'épiderme, monostratifié, et le *cutis,* qui contient de nombreuses cellules pigmentaires et ganglionnaires. La tunique musculaire comporte des muscles circulaires appliqués contre le cutis, puis d'autres longitudinaux et enfin des obliques.

La *cavité du corps* est un cœlome limité à la région thoracique et tapissé par un épithélium péritonéal ; il contient tous les viscères. Le liquide cœlomique est riche en cœlomocytes chargés d'hémoglobine, d'amibocytes et de cellules reproductrices.

Système nerveux et organes des sens. Le système nerveux ne comporte pas, chez l'adulte, de ganglions cérébroïdes, mais seulement un collier péri-œsophagien et un cordon médio-ventral. Les organes des sens, très primitifs, sont représentés par de simples terminaisons nerveuses cutanées.

L'*appareil excréteur* est représenté, chez l'adulte, par des organes segmentaires (homologues de ceux des Annélides) servant aussi de gonoductes et par deux néphridies modifiées : les sacs anaux ; elles sont entrées en relation, secondairement, avec l'intestin terminal.

L'*appareil circulatoire* est clos et muni d'un organe propulseur central. Il est construit sur le plan de celui des Annélides et ne communique pas avec le cœlome. Il n'y a pas d'appareil respiratoire. Les échanges gazeux se font à travers le tégument.

L'*appareil digestif* a la forme d'un tube cylindrique. On y distingue trois régions. La région stomodéale est divisée en vestibule buccal, pharynx, œsophage et estomac. L'intestin, tube extrêmement long, porte une gouttière ciliée sur sa ligne médio-ventrale et sa partie médiane est doublée d'un intestin accessoire, ou siphon. Enfin, le rectum débouche à l'anus terminal.

L'*appareil reproducteur et le développement.* Les sexes sont séparés ; la gonade est impaire et située dans la région postérieure du tronc en position médio-ventrale. Les cellules germinales tombent dans la cavité cœlomique, où elles poursuivent leur développement. La fécondation est externe et la segmentation de type spiral donne une larve trochophore. Le dimorphisme sexuel est très accentué chez *Bonellia viridis* et porte non seulement sur la taille (le mâle a de 1 à 3 mm de long, d'où le nom de mâles pygmées, et la femelle plus de 1 m), mais aussi sur la morphologie (absence de trompe) et l'anatomie (régression totale ou partielle de certains organes). Les mâles pygmées vivent en parasites soit sur le corps de la femelle, soit à l'intérieur de celui-ci.

Le petit groupe des Échiuriens comprend environ trente genres et quatre-vingts espèces. Outre *Bonellia,* genre fréquent dans nos mers, nous citerons, parmi les espèces les mieux connues, *Echiurus echiurus,* long d'environ 12 cm, commun sur les côtes de la mer du Nord, où il vit dans la vase.

BIBLIOGRAPHIE

DAWYDOFF C., *Classe des Échiuriens,* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* t. 5, fasc. 1, p. 855-907, Paris, 1959.



▶ *Une femelle de* Bonellia viridis : *le corps globuleux est à l'abri dans une anfractuosité de rocher, et seule dépasse la trompe ; les femelles ont plus de 1 m de longueur, alors que les mâles appelés pygmées mesurent entre 1 et 3 mm.*



M. Sester - Pitch

LES « LOPHOPHORIENS »

Sous ce terme avaient été réunies un certain nombre de classes d'Animaux, caractérisées par la possession d'une couronne tentaculaire péribuccale, chaque tentacule étant recouvert de cils vibratiles dont les battements dirigent les particules alimentaires vers la bouche (le régime est microphage). Mais dans ce vaste embranchement qui réunissait une partie des groupes zoologiques dits mineurs, autrefois rassemblés sous le nom général de « Vermidiens » (terme lui aussi maintenant abandonné, car sans valeur systématique réelle), étaient classés des ensembles d'Animaux sans grandes affinités entre eux : Brachiopodes, Bryozoaires, Phoronidiens, Pogonophores, Ptérobranches.

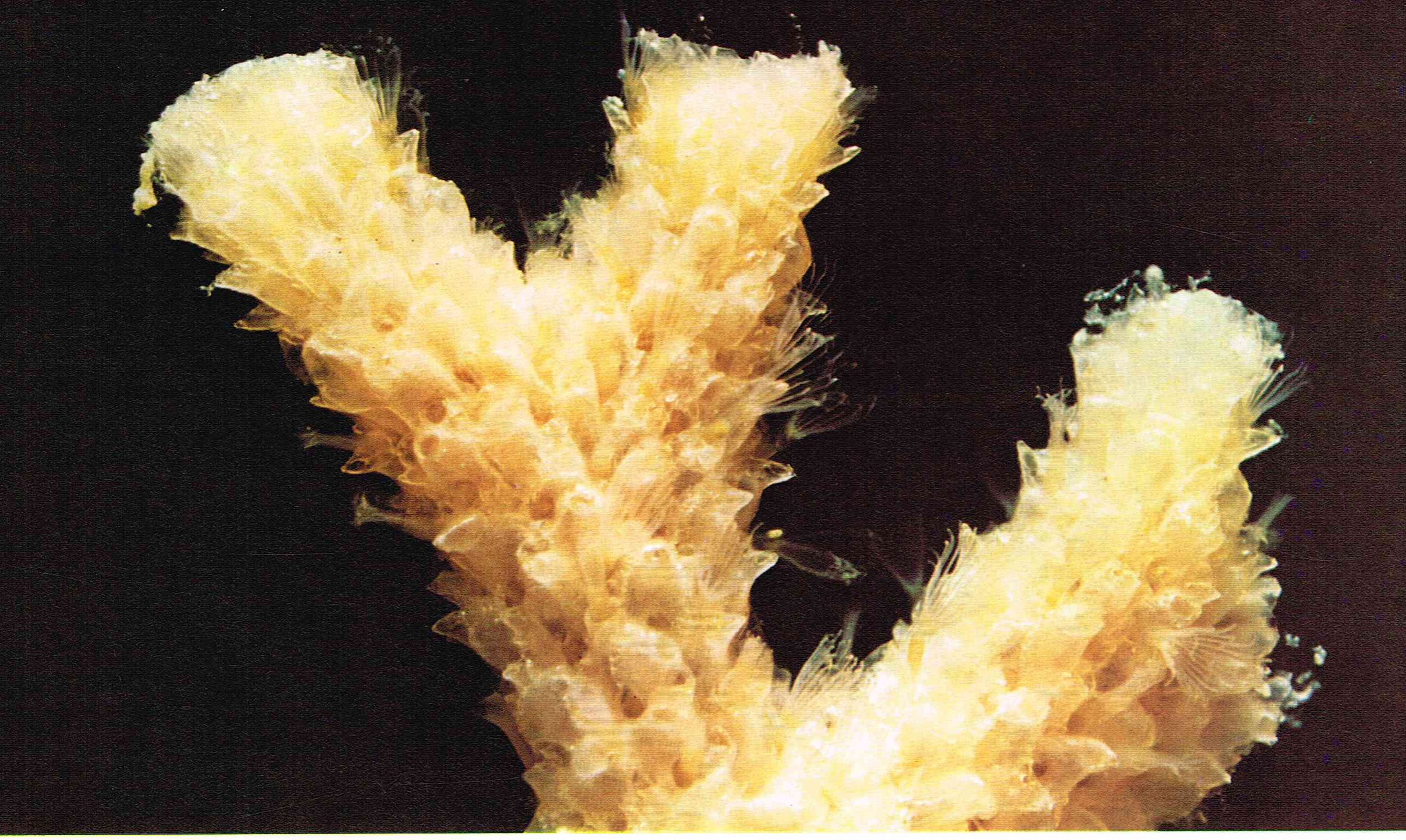
Si les auteurs actuels continuent à reconnaître une certaine parenté entre les deux premiers et les classent encore parmi les Protostomiens, les deux derniers sont maintenant placés dans la lignée des Stomocordés et il semble qu'il doive en être de même des Phoronidiens. De ce fait, le terme de « Lophophoriens », auquel la plupart des zoologistes n'accordent plus guère de valeur systématique, n'est-il plus utilisé actuellement que par souci de commodité, comme un collectif servant à désigner l'ensemble de trois embranchements indépendants et apparentés d'une manière très imprécise : les Bryozoaires, les Brachiopodes et les Phoronidiens.

Ce sont des Animaux sédentaires, souvent fixés, protostomiens (ou, dans le cas des Phoronidiens, présentant un mélange de caractères de Protostomiens et de Deutérostomiens), cœlomates, à symétrie bilatérale. Le tube digestif, lorsqu'il est complet, est courbé en U. Lors de la reproduction sexuée, la larve, libre, nageante et ciliée, a toujours une morphologie et une organisation très différentes de celles de l'adulte et, après être tombée sur le fond, subit une métamorphose rapide, caractérisée par le rapprochement du pore anal de l'orifice buccal. Des analogies structurales ont permis de rapprocher les larves des « Lophophoriens » des trochophores d'Annélides, mais les affinités réelles, discutées, n'ont pas encore été établies. La plupart des « Lophophoriens » sont marins.

BIBLIOGRAPHIE

CUÉNOT L., *Phylogenèse du règne animal,* in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie, anatomie, systématique, biologie,* I, 1, Paris, 1952. - EMIG C. C., *les Processus de l'ontogenèse comparés à ceux de la régénération des Phoronida, Z. Morph. Tiere,* Berlin, 1973. - NIELSEN C., *Entoproct Life-Cycles and the Entoproct-Ectoproct Relationship, Ophelia,* Elsingör, 1971.

▲ ***Par commodité, on regroupe encore les Bryozoaires dont un représentant figure ici, les Brachiopodes et les Phoronidiens sous le nom de « Lophophoriens », mais en fait il s'agit de trois embranchements apparentés d'une manière imprécise.***



H. Chaumeton - Jacana

LES BRYOZOAIRES

▲ *Organismes coloniaux, les Bryozoaires Ectoproctes forment des arbuscules dressés et ramifiés ou encore des plaques encroûtantes à la surface de supports divers.*

Le phylum des Bryozoaires groupe deux classes de Cœlomates Protostomiens séparées par les anciens zoologistes, et qui se sont récemment révélées devoir effectivement constituer un même embranchement : les Ectoproctes (classe *Bryozoa stricto sensu,* ou *Ectoprocta* ou *Polyzoa*) et les Entoproctes (classe *Entoprocta* ou *Kamptozoa*). Cet embranchement rassemble des espèces aquatiques de moins de 1 mm de longueur en général, pourvues d'une couronne de tentacules ciliés rétractiles portés par un lophophore commun. Le tube digestif est courbé en U.

ECTOPROCTES

Les Ectoproctes sont des organismes coloniaux et sessiles, formant des arbuscules dressés et ramifiés (fixés par des *rhizoïdes*) ou des plaques encroûtantes à la surface de supports divers. Chaque colonie ou *zoarium* est composée d'un nombre plus ou moins élevé de logettes ou *zoécies,* nées par bourgeonnement les unes des autres; chaque zoécie abrite un individu ou *zoïde.* Les zoïdes sont formés de deux parties fondamentales, le cystide et le polypide. La description ci-après sera celle d'une zoécie normale ou autozoécie.

Le *cystide* est constitué par un épiderme doublé intérieurement d'une couche mésodermique comportant une musculature pariétale lisse, et extérieurement d'une paroi squelettique. Celle-ci est une sécrétion épidermique de nature chitinoïde; il s'y adjoint parfois un dépôt de calcaire (carbonate de calcium), la calcification s'effectuant sous la cuticule. Très fréquemment, la surface zoéciale est ornée d'épines, de plaques calcifiées ou de perforations. L'ouverture de la zoécie est antérieure. La communication entre deux zoécies d'un même zoarium est assurée par de minuscules perforations, les « pores à rosettes »; leur orifice est occupé par un groupe de cellules disposées d'une manière radiaire et affectant en perspective la forme d'un diabolo.

Le terme de *polypide* désigne l'ensemble des tissus de l'appareil digestif, la musculature rétractrice de l'individu et l'essentiel du système nerveux qui sont périodiquement susceptibles de dégénérer pour donner une formation particulière appelée le « corps brun ». Le polypide débute par la couronne de tentacules recouverts sur toute leur hauteur par une ciliature mobile dont le battement amène vers la bouche les particules alimentaires (débris organiques divers, petits Animaux ou Végétaux); ces tentacules ont une paroi ectodermique; leur intérieur contient un diverticule du cœlome, rempli de cellules mésodermiques. Les tentacules se rattachent à une zone d'implantation, le lophophore, perforé en son centre par la bouche; autour de la cavité buccale existe un anneau nerveux auquel est accolé un volumineux ganglion. Par ailleurs, le lophophore est relié à l'ouverture zoéciale par un cylindre membraneux emprisonnant les

EMBRANCHEMENT DES BRYOZOAIRES

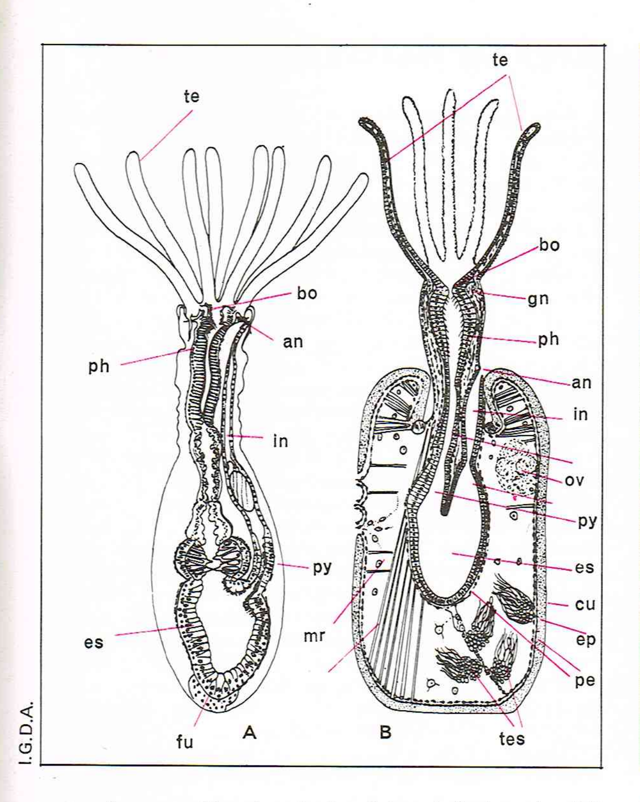
Classe des Ectoproctes

□ *Sous-classe des Gymnolaemates*

- ○ *ordre des Eurystomes*
- ○ *ordre des Cyclostomes*

□ *Sous-classe des Phylactolaemates*

Classe des Entoproctes





▲ *A gauche, représentation schématique de la structure d'un Bryozoaire (B) et détail de l'appareil digestif (A); par souci de clarté, le volumineux cæcum stomacal n'a pas été figuré.*
te, tentacules; bo, bouche; gn, ganglion nerveux; ph, pharynx; an, anus; in, intestin terminal (rectum); ov, ovaire; py, pylore; es, estomac; cu, cuticule; ep, épiderme pariétal; pe, péritoine; tes, testicules; mr, muscle rétracteur du polypide; fu, funicule.
*A droite, région marginale d'une colonie d'*Alcyonidium polyoum *montrant les diverses étapes de la différenciation de jeunes polypides; ceux-ci se présentent initialement sous l'aspect de saccules globuleux puis allongés, puis les tentacules et les diverses parties du tube digestif se différencient. L'accroissement de la colonie est marginal et les individus les plus âgés se rencontrent dans une région de plus en plus centrale.*

tentacules, appelé gaine tentaculaire. A la bouche fait suite un pharynx aux parois épaisses et musclées, parfois suivi d'un gésier, et débouchant dans un estomac prolongé par un volumineux cæcum stomacal. Le transit des aliments non digérés est assuré par un pylore cilié et un rectum débouchant dans la gaine tentaculaire, à l'extérieur de la couronne de tentacules : d'où le nom d'Ectoproctes. Le polypide est en rapport avec le cystide par l'intermédiaire de muscles rétracteurs striés, implantés sur le lophophore, et en arrière de la zoécie, qui permettent, notamment en cas de danger, l'invagination brusque du polypide, normalement épanoui à l'extérieur de la loge. Un ou plusieurs *funicules* relient aussi le tube digestif à la paroi zoéciale. C'est généralement à partir des cellules du ou des funicules, et parfois du mésoderme pariétal, que se différencient les éléments génitaux mâles et femelles.

Tout l'intérieur de la cavité générale est tapissé de cellules mésodermiques mésenchymateuses; celle-ci renferme également des cellules libres et amiboïdes, qui sont soit des phagocytes absorbant les débris cellulaires dégénérescents, soit des cellules de réserves protéiques, lipidiques ou glucidiques.

Il n'existe ni appareil circulatoire ni appareil respiratoire. Le système nerveux, outre le ganglion et l'anneau lophophoriens d'où partent divers nerfs, dont ceux qui innervent les tentacules, comporte entre le mésoderme et l'épiderme pariétaux un plexus de petites cellules étoilées. Des cellules sensorielles existent au moins dans les tentacules. Les organes excréteurs spécialisés font défaut. La majeure partie des excrétats s'accumule dans la paroi du tube digestif, et la surcharge excessive de ces cellules en déchets provoque la formation du corps brun, forme de dégénérescence de tout le polypide (muscles rétracteurs compris) caractérisée par la concentration de l'ensemble des tissus polypidiens en une ou plusieurs masses opaques, ultérieurement confluentes ou non; les tissus du corps brun se dégradent peu à peu, et lorsqu'un nouveau polypide aura bourgeonné, ou bien il assimilera le corps brun et en rejettera les ultimes déchets, ou bien le corps brun sera expulsé à l'extérieur. Le bourgeonnement de la partie digestive du nouveau polypide naît d'une prolifération cellulaire interne et localisée de l'épiderme cystidien, qui forme une verrue d'abord pleine, puis creuse, s'allongeant peu à peu et finissant par se recourber en U. Cette régénération épidermique d'un tissu fonctionnant comme un « dérivé endodermique » est un phénomène périodique et caractéristique des Bryozoaires. Les spermatozoïdes et les œufs ont toujours une origine mésodermique. Les loges sont hermaphrodites; il n'y a pas de gonades différenciées.

SYSTÉMATIQUE

Les Ectoproctes comprennent deux sous-classes.

Sous-classe des Gymnolaemates

Chez les Gymnolaemates, les polypes d'un même zoarium sont nettement séparés. Les tentacules, disposés suivant un cercle, ne sont pas reliés à leur base par une membrane commune. L'occlusion de l'ouverture zoéciale n'est pas assurée par un *épistome*. La reproduction asexuée ne comporte jamais la formation de *statoblastes*. Il existe souvent, outre les autozoécies, des zoécies spécialisées d'aspect différent, appelées hétérozoécies. Les Gymnolaemates sont des organismes marins ou parfois d'eau saumâtre.

Des cinq ordres supposés, deux sont complètement fossiles; parmi les trois actuels, Cténostomes, Cheilostomes et Cyclostomes, les deux premiers ont été fusionnés en un ordre unique, les Eurystomes.

Ordre des Eurystomes

Les Eurystomes *(Eurystomata* ou *Cheiloctenostomata)* possèdent un dispositif d'occlusion de l'ouverture zoéciale; celle-ci n'est jamais parfaitement circulaire. Les larves sont incubées soit dans une hétérozoécie globuleuse, ou *ovicelle,* soit (jusqu'à un stade souvent moins avancé) à l'intérieur de la zoécie même. Les larves mûres (longues de 150 μ à 1 mm), libres et nageantes, présentent un organe antérieur à la fois nerveux, glandulaire et sensoriel, l'organe piriforme; chez quelques espèces très évoluées, les larves dites *Cyphonautes* sont enfermées entre des valves mobiles reliées par des muscles adducteurs et possèdent un tube digestif; mais dans la très grande majorité des cas, les larves (dites « en tonnelet ») en sont dépourvues. Leur locomotion s'effectue grâce au battement de cils portés par un anneau de grosses cellules (cellules coronales) disposées sur toute la périphérie de la larve. La métamorphose des larves donne naissance à l'*ancestrula,* loge fondatrice de la colonie qui engendrera par bourgeonnement les zoécies suivantes. Outre les ovicelles, il peut exister d'autres types d'hétérozoécies : les aviculaires (en forme de becs d'Oiseaux, qui enlèvent les corps étrangers tombés sur la colonie), les stolons et les vibraculaires (munis de fouets qui balaient la surface de la colonie). Il existe chez quelques espèces des bourgeons dormants, restant inertes pendant l'hiver, les hibernacules.

Les Eurystomes groupent actuellement un peu moins de quatre mille espèces, généralement marines, se rencontrant de la zone de balancement des marées jusque dans les abysses, à 6 000 m de profondeur; chaque espèce ne s'observe en général qu'entre deux limites de profondeur et dans un biotope bien particulier et déterminé.

Les Cténostomes (principaux genres : *Alcyonidium, Flustrella, Bowerbankia*) ont un cystide non calcifié et de nature chitinoïde; la loge est fermée, lors de la rétraction du polypide, par la contraction d'un anneau musculaire, et par le resserrement d'une collerette membraneuse souvent sétigère; il n'y a jamais d'ovicelles, ni d'aviculaires, ni de vibraculaires; dans le détail des familles systématiques, la classification est encore discutée.

Les Cheilostomes (près de trois mille cinq cents espèces) ont généralement des ovicelles, et dans certaines familles des aviculaires et des vibraculaires; les orifices autozoéciaux sont fermés par des opercules mobiles actionnés par des muscles. La paroi frontale peut ne pas être calcifiée et rester souple (section des Anasca; principaux genres : *Membranipora, Bugula, Scrupocellaria*); lorsqu'elle est complètement calcifiée (section des Ascophora; principaux genres : *Schizoporella, Retepora, Cellepora*), la dévagination du polypide est facilitée par les mouvements de remplissage et de désemplissage d'un sac membraneux débouchant en arrière de l'ouverture. L'ancienne classification en Ctenostomata et Cheilostomata, l'un et l'autre hétérogènes, est apparue comme insuffisante aux zoologistes, qui envisagent de lui substituer une nouvelle classification, en une dizaine de sous-ordres.

Ordre des Cyclostomes

Les Cyclostomes ne possèdent aucun dispositif d'occlusion de l'ouverture zoéciale; celle-ci est circulaire, et les autozoécies sont tubuleuses. Les hétérozoécies ne sont jamais du type aviculaire ou vibraculaire; elles consistent essentiellement en cénozoécies (évoluant en rhizoïdes ou en processus épineux) et en gonozoécies (zoécies se transformant en chambres d'incubation après dégénérescence du polypide). L'embryon primaire donne en général par bourgeonnement des embryons secondaires (polyembryonnie). Les larves, « en tonnelet », sont dépourvues d'organe piriforme. Le zoarium est entièrement calcifié. Les principaux genres sont *Crisia, Stomatopora* et *Lichenopora*; les Cyclostomes, très diversifiés à l'état fossile, ne groupent plus actuellement que quatre cents espèces environ.

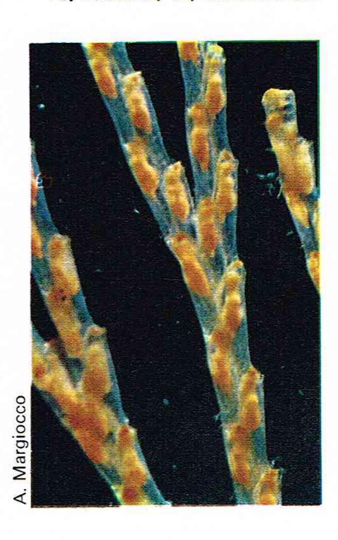
Sous-classe des Phylactolaemates

Les Phylactolaemates ne réunissent que quelques espèces d'eau douce, non calcifiées, généralement mobiles. Le polypide est essentiellement caractérisé par la disposition de ses tentacules en double fer à cheval, emprisonnant la bouche, axiale; l'anus est entre les deux branches et à l'extérieur. Les tentacules sont réunis à leur base par une membrane commune. Une musculature spéciale permet au lophophore de pivoter sur lui-même. La bouche est surmontée par une languette mobile et ciliée, l'épistome, qui la ferme incomplètement au repos. Le pylore n'est pas cilié. Les zoécies sont dressées, allongées, et partiellement séparées les unes des autres; parfois leurs cavités générales communiquent complètement, formant une cavité coloniale commune. L'ensemble de la colonie est le plus souvent mobile par glissement sur le support. Il n'existe pas d'hétérozoécie.

La *reproduction sexuée* apparaît presque simultanément chez tous les individus des extrémités d'une même colonie; l'incubation a lieu à l'intérieur d'une poche formée dans la paroi cystidienne. La larve mûre est libre et contient deux jeunes polypides en préformation, dont la dévagination sera à l'origine d'une nouvelle colonie.

La *reproduction asexuée* est caractérisée par la formation de bourgeons dormants, les statoblastes, à l'intérieur des funicules; eux seuls permettent la survie des espèces d'une année sur l'autre. Chaque statoblaste présente un flotteur facilitant son transport par les eaux courantes, et des crochets permettant sa fixation au substrat; à l'intérieur du statoblaste se préforme l'ébauche d'un polype qui sortira lors de l'ouverture du statoblaste.

▼ *Détail de quelques ramifications de* Bugula neritina. ▶ *Détail de l'organisation d'un Entoprocte : bo, bouche; ca, calice; cu, cuticule; es, estomac; gn, ganglion nerveux; go, gonoducte; in, intestin; la, larves; oe, œsophage; pe, pédoncule; re, rectum, te, tentacules.*



ENTOPROCTES

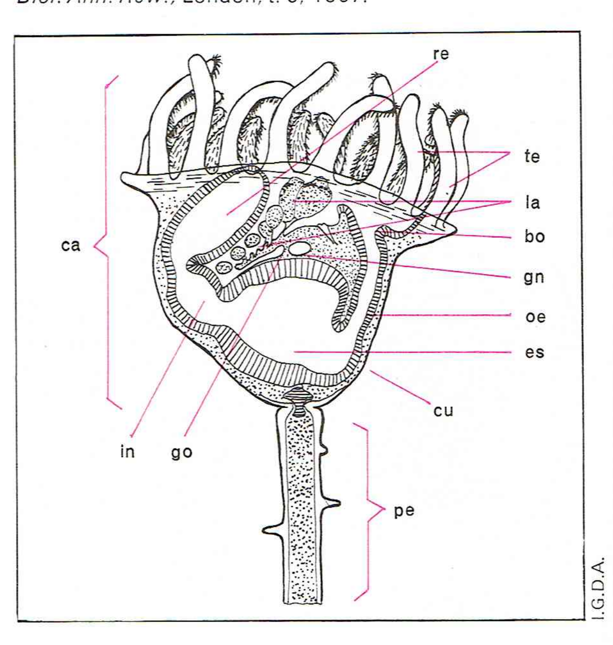
Ces organismes marins ou d'eau saumâtre, exceptionnellement dulçaquicoles, peuvent atteindre une taille supérieure à celle des Ectoproctes (3 ou 4 mm). Les zoïdes sont indépendants les uns des autres, ou forment des colonies d'Animaux dressés, seulement réunis par un stolon commun. Chacun d'entre eux est formé par un pédoncule musculeux plus ou moins long, parfois noueux, portant à son extrémité un calice contenant l'ensemble des viscères, et dont le lophophore délimitant un atrium occupe le sommet; ce lophophore, qui porte des tentacules réunis à leur base par une membrane intertentaculaire, est rétractile dans le calice, mais il n'y a pas de gaine tentaculaire. La distinction entre polypide et cystide manque de netteté, un tissu conjonctif les réunissant et occupant toute la hauteur du pédoncule. La cuticule n'est pas calcifiée; il n'y a ni cavité cœlomique, ni doublure péritonéale, ni polypide individualisé. La bouche et l'anus sont tous deux compris à l'intérieur de la couronne tentaculaire arrondie (mais présentant une symétrie bilatérale de part et d'autre d'une interruption du lophophore). La totalité du tube digestif est ciliée (bouche, œsophage, volumineux estomac sans cæcum, intestin et rectum). Il n'existe ni appareil respiratoire, ni appareil circulatoire. Un ganglion cérébroïde existe au-dessus de l'estomac; il en part des nerfs certainement en relation avec les cellules sensorielles éparses dans l'ectoderme du calice, des tentacules et du pédoncule. Les organes excréteurs sont représentés par une paire de néphridies.

Suivant les espèces, les sexes sont séparés ou non. Les glandes sexuelles sont différenciées, et débouchent dans l'atrium où se fait l'incubation. La larve est libre, pourvue d'un tube digestif et d'un organe sensoriel antérieur différent de l'organe piriforme des Ectoproctes. Au cours de la métamorphose, le tube digestif larvaire pivote sur lui-même, pour donner le tube digestif de l'adulte. Les Entoproctes se reproduisent aussi par bourgeonnement à partir du stolon d'une colonie déjà existante. Des hibernacules apparaissent aussi chez certaines espèces.

Les Entoproctes ne groupent que quelques dizaines d'espèces; les principaux genres sont *Urnatella, Pedicellina, Barentsia, Loxosoma*.

BIBLIOGRAPHIE

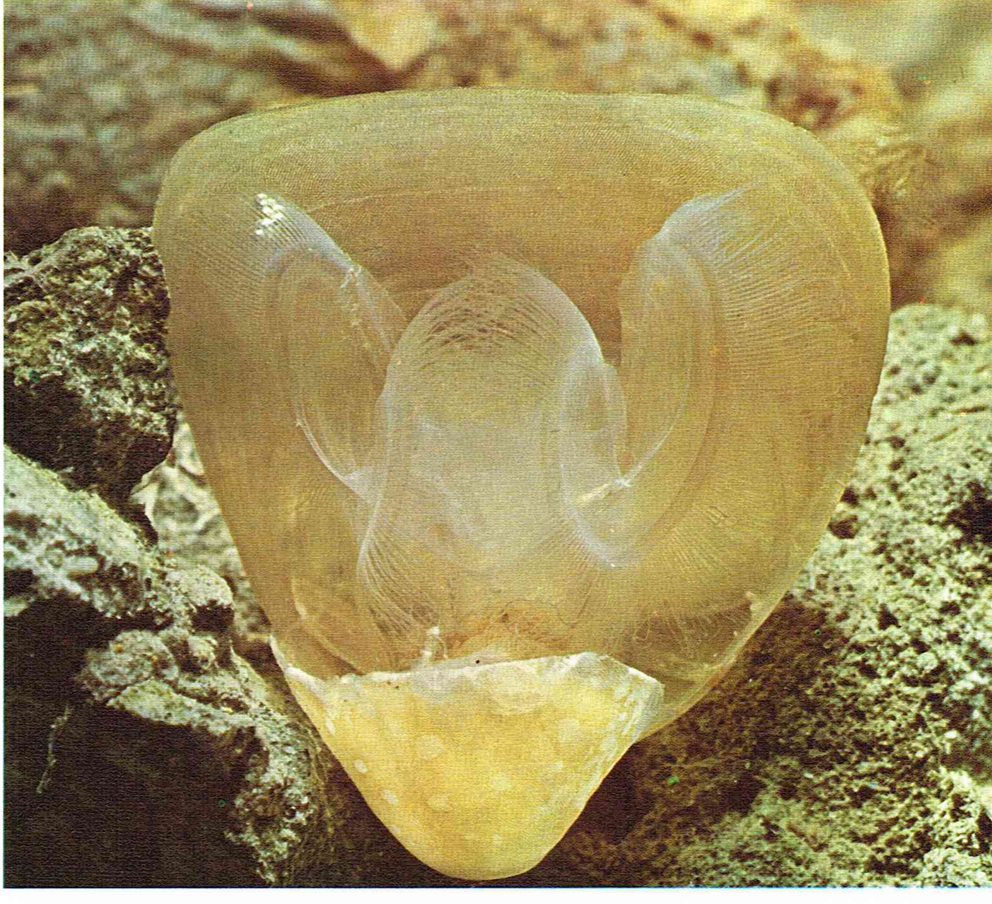
BOBIN G. et PRENANT M., *Bryozoaires*, in *Faune de France*, I (1956) et II (1966), Paris. - BRIEN P., *Bryozoaires*, in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie*, t. V, 1, Paris, 1960. - HYMAN L. H., *The Invertebrates*, V, New York, 1959. - NIELSEN C., *Entoproct Life-Cycles and the Entoproct-Ectoproct Relationship. Ophelia*, Elsingör, 1971. - RYLAND J. S., *Polyzoa*, in *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rew.*, London, t. 5, 1967.



LES BRACHIOPODES

Connu depuis le Cambrien, ce groupe revêt une extrême importance du point de vue paléontologique pour la stratigraphie des terrains primaires et secondaires. Actuellement, il n'est plus représenté que par un nombre restreint d'espèces (moins de trois cents), existant de la zone des marées jusque dans les abysses.

Les Brachiopodes sont des Animaux cœlomates exclusivement marins, solitaires, très généralement adhérents au support par l'intermédiaire d'un pédoncule musculeux relativement mobile. Chez la plupart des espèces, ce pédoncule fait saillie à l'extérieur, et traverse la plus ventrale des deux valves calcaires qui emprisonnent le corps de l'Animal ; chez la lingule, le pédoncule s'insinue simplement entre les deux valves sans les échancrer. La présence d'une coquille bivalve n'est pas sans évoquer l'aspect des Mollusques Lamellibranches, mais l'anatomie et la morphologie de la coquille sont tout à fait différentes. Si ces valves sont pratiquement identiques chez la lingule, les différences sont plus marquées chez les autres Brachiopodes, essentiellement chez les Articulés, mais, dans tous les cas, les valves sont peu mobiles l'une par rapport à l'autre. La bouche est bordée de chaque côté par un bras fixe recouvert de cirres mobiles, et soutenu par un squelette calcaire plus ou moins complexe qui constitue une différenciation de la valve dorsale. L'appareil digestif est parfois incomplet. Le régime est microphage. Les sexes sont séparés, la larve libre et ciliée, et la multiplication asexuée inexistante. Les Brachiopodes sont subdivisés en deux classes.



H. Chaumeton - Jacana

▲ **Dallina septigera** ***appartient à l'embranchement des Brachiopodes, qui ne compte plus actuellement que trois cents espèces, alors qu'il était très bien représenté durant les ères primaire et secondaire. Cette photo a été réalisée après ablation de la valve ventrale de la coquille.***

TESTICARDINES

Chez les Testicardines *(Articulata)*, le squelette brachial ou brachidium est plus ou moins complexe, comportant des branches latérales rétroflexées (les *crura*), une branche transversale les réunissant, et une baguette axiale. Les deux valves sont articulées par l'intermédiaire d'une charnière caractérisée par des dents cardinales ; elles sont généralement striées, pourvues de crêtes et de fines perforations. La valve inférieure (ventrale) est plus développée que la valve supérieure, et déborde sur elle par un crochet saillant ; entre celui-ci et la charnière existent deux plaques squelettiques plus ou moins écartées, le *deltidium*.

La coquille est intérieurement doublée par un manteau, qui tapisse les deux valves, parcouru par des canaux en relation avec l'appareil génital, et où mûrissent les produits génitaux ; sa marge est bordée de longues soies. Le tube digestif, intérieurement cilié, n'est pas perforé par un anus, et comporte seulement un œsophage et un intestin aveugle ; un foie volumineux avoisine l'estomac. Un cœur contractile existe à la limite stomaco-intestinale ; il en part un certain nombre de vaisseaux vers les principaux organes du corps ; le liquide qui y circule ne contient pratiquement pas d'éléments figurés ; des cellules libres existent en plus grand nombre dans le cœlome. Une importante musculature assure l'écartement des valves. Les néphridies excrétrices s'ouvrent dans le cœlome par un pavillon plissé. Le système nerveux, peu différencié, forme un collier péribuccal, localement renflé en deux ganglions cérébroïdes d'où se détachent un certain nombre de nerfs. Les sexes sont séparés, la fécondation est généralement externe, mais il peut arriver qu'elle soit interne et que les œufs se développent alors dans les sinus (canaux) du manteau. Les bras, immobiles, sont recouverts de cirres ciliés, les battements ciliaires amenant vers la bouche les particules alimentaires. Les muscles sont le plus souvent lisses. La larve est pourvue d'un pied grâce auquel elle se fixera au moment de la métamorphose. Le tégument renferme souvent des spicules.

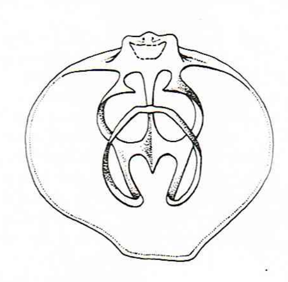
La classification moderne des Testicardines, très complexe, est établie sur la considération des formes fossiles. Les deux principaux groupes actuels sont ceux des Rhynchonelles et des Térébratules, ce dernier étant le plus riche en espèces (principaux genres : *Terebratulina, Terebratella, Dallina, Argyrotheca*).

ÉCARDINES

Chez les Écardines *(Inarticulata)*, le squelette brachial est inexistant, et les valves indépendantes ne présentent aucune charnière. L'orifice anal est perforé. L'exemple classique est la *Lingula*, pourvue de valves rectangulaires, dont le corps se prolonge par un long pied creux, musculeux et contractile ; fouisseuse, elle vit dans un tube qu'elle enfouit dans le sable, et au fond duquel elle peut se rétracter grâce à son pédoncule. La *Lingula*, espèce d'eaux très peu profondes (quelques dizaines de centimètres), se rencontre surtout dans l'océan Pacifique, et a la réputation d'être un authentique « fossile vivant » ; s'il est vrai que le groupe des lingules est connu depuis l'Ordovicien, les organes internes des formes fossiles n'ont pas été conservés, et la prétendue immuabilité du genre est donc sujette à caution.

Les autres genres actuels sont *Crania* (plus largement répandu dans le Pacifique, l'Atlantique et la Méditerranée, avec des espèces plus ou moins arrondies, mais plus épaisses que les *Discina*, dépourvues de pied, et adhérentes au support par toute la face ventrale qui se moule au relief des rochers) et *Discina*. Ce dernier vit à faible profondeur, fixé sur le substrat par l'intermédiaire de son pédoncule, qui sort par un orifice allongé entouré d'un diaphragme ; la coquille est discoïde, recouverte de crêtes concentriques, plate, et le pédoncule court échancre la face ventrale. Le groupe des *Discina* est surtout connu dans l'océan Indien et près des côtes atlantique et pacifique américaines.

▼ ***Face interne de la valve dorsale d'un Brachiopode Testicardine, montrant le squelette brachial, ou brachidium.***



I.G.D.A.

BIBLIOGRAPHIE

BEAUCHAMP P. de, *Classe des Brachiopodes, formes actuelles*, in GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie*, t. 5, 1, Paris, 1960. - HYMAN L. H., *The Invertebrates*, 5, New York, 1959.

LES PHORONIDIENS



H. Chaumeton - Jacana

▲ **Phoronis hippocrepia** *vit dans un tube chitineux sécrété par des cellules glandulaires de l'épiderme ; une double couronne de tentacules, le lophophore, dépasse du tube.*

Ce phylum *(Phoronida)* est composé de deux genres *(Phoronis* et *Phoronopsis)* et de onze espèces, toutes exclusivement marines, entièrement libres, vivant dans un tube cylindrique chitineux (sécrété par des cellules glandulaires de l'épiderme) dans lequel elles se déplacent librement. La plupart des espèces sont enfoncées verticalement dans des sédiments meubles, trois sont perforantes dans les roches ou les coquilles et une vit en association avec des cérianthes, dans les tubes de ceux-ci. Les Phoronidiens sont présents dans toutes les mers et océans du monde, depuis la zone intertidale jusqu'à 140 m de profondeur environ.

Le corps vermiforme des Phoronidiens comprend trois régions distinctes. Le protosome, représenté par l'épistome, est réduit à une languette surplombant la bouche, à la base des tentacules internes : il intervient dans le soutien statique du lophophore et dans la capture et le choix des particules alimentaires. Le *lophophore,* ou couronne tentaculaire, forme essentiellement le mésosome : les tentacules sont disposés en forme de fer à cheval, dont les pointes sont plus ou moins incurvées vers la concavité lophophorale ou enroulées en spirales ; le nombre de tentacules varie de quinze à plus de quinze cents, selon les espèces. Le métasome correspond au tronc cylindrique dont la partie postérieure élargie s'appelle l'ampoule. Celle-ci sert notamment d'organe d'ancrage dans le tube. L'Animal occupe normalement toute la longueur du tube, ne laissant dépasser que son lophophore à la surface du substrat ; il peut rapidement se contracter au moindre danger pour ne plus occuper que le tiers postérieur du tube. Selon les espèces, la longueur totale de l'Animal normal varie de 15 à plus de 450 mm. Chez le genre *Phoronopsis,* il existe une invagination épidermique caractéristique marquant la séparation entre le mésosome et le métasome.

La *paroi du corps* comprend de l'extérieur vers l'intérieur plusieurs couches successives : l'épiderme, formé de plusieurs types cellulaires avec une *bordure en brosse* (à microvillosités), le plexus nerveux, situé à la base de l'épiderme contre la membrane basale, épaisse, véritable substance de soutien, puis deux couches musculaires, une circulaire et une longitudinale recouverte par le péritoine.

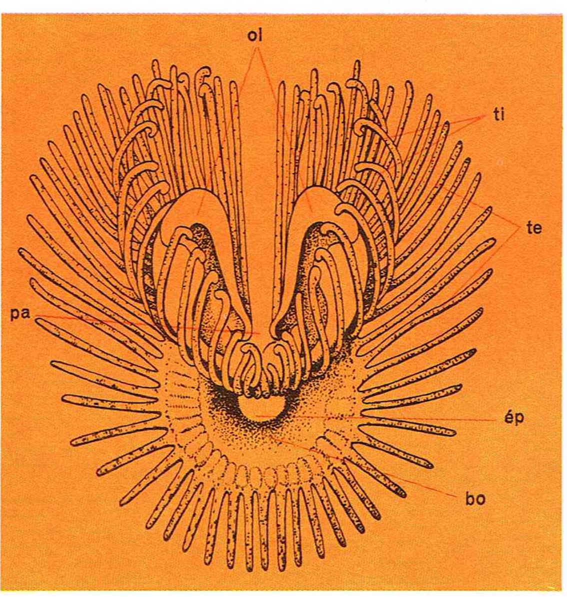
Le *système nerveux,* essentiellement basi-épithélial, se compose d'un ganglion cérébroïde, placé entre l'épistome et la papille anale, du nerf circulaire longeant (depuis ce ganglion) la base du lophophore, d'une ou de deux fibres nerveuses géantes issues du ganglion et se prolongeant jusqu'à l'extrémité postérieure de l'ampoule, enfin, d'un plexus diffus dans tout le corps avec des prolongements nerveux vers les divers organes.

Les Phoronidiens présentent une trimétamérisation, correspondant aux trois régions du corps, qui possèdent chacune une cavité cœlomique. Le protocœlome est situé entre la bouche, la rangée interne de tentacules et le diaphragme, et représente la cavité de l'épistome. Le mésocœlome, ou cavité lophophorale, est séparé du protocœlome par une cloison mésentérique et le vaisseau sanguin lophophoral, et du métacœlome par le diaphragme. Ce dernier, séparant protosome et mésosome du métasome, est inséré à la base du lophophore au niveau du nerf circulaire. Le métacœlome, ou cavité du métasome, est divisé en compartiments gauche et droit par le mésentère principal, puis chacun de ces compartiments est à nouveau séparé, incomplètement, par un mésentère latéral, gauche ou droit.

Le *tube digestif* est en forme de U. La branche descendante débute par la bouche, située au fond de la cavité lophophorale et surmontée par l'épistome ; elle est suivie de l'œsophage à paroi épaisse, du pré-estomac avec un épithélium mince et caractérisé par une gouttière ciliée, et de l'estomac. Ce dernier, à paroi épaisse, entouré d'un sinus sanguin, est situé principalement dans l'ampoule. L'intestin constitue à lui seul la branche ascendante du tube digestif ; séparé de l'estomac par un pylore, il s'ouvre à l'extérieur par l'anus, sur la papille anale, en arrière du lophophore et au même niveau que la bouche. Les Phoronidiens sont des « suspensivores » (plus précisément des « impingment feeders ») qui ont besoin d'une eau plus ou moins agitée leur fournissant les particules alimentaires. Pour faciliter la capture de ces substances, les tentacules se disposent en forme d'entonnoir dirigé vers le courant ; les battements des cils des tentacules conduisent les aliments jusqu'à la bouche, occupant le fond de l'entonnoir.

Le *système excréteur* est constitué de deux néphridies, situées du côté anal et généralement en forme de tube en J. Chaque néphridie possède un ou deux entonnoirs dans le métacœlome et s'ouvre à l'extérieur par le néphridiopore à côté de l'anus. Les néphridies font aussi office de gonoductes.

Le *système circulatoire* est clos, formé par deux (parfois trois) vaisseaux longitudinaux, un latéral efférent et un médian afférent, qui parcourent tout le métacœlome. Ils communiquent postérieurement par le sinus péristomacal et antérieurement par le vaisseau lophophoral. Celui-ci, en forme de fer à cheval, est composé de deux arcs accolés, afférent et efférent, et envoie un capillaire



I.G.D.A.

▶ *Détail du lophophore d'un individu mâle de* **Phoronis psammophila** *: ol, organes lophophoraux ; ti, rangée de tentacules internes ; te, rangée de tentacules externes ; ép, épistome ; bo, bouche située au fond de la cavité lophophorale ; pa, papille anale située au fond de la cavité lophophorale.*

dans chaque tentacule. Le sang rouge des Phoronidiens provient de la présence d'hémoglobine dans les globules sanguins. L'oxygénation du sang a lieu principalement dans les tentacules, qui jouent ainsi le rôle de système respiratoire (comme des branchies).

Appareil reproducteur. Les Phoronidiens sont soit dioïques, soit hermaphrodites. Les gonades se développent dans l'ampoule autour du vaisseau latéral. Les organes lophophoraux et les glandes nidamentaires sont des glandes sexuelles annexes qui apparaissent au cours de la maturation des gonades dans la concavité lophophorale. Les organes lophophoraux sont présents chez tous les mâles et les individus hermaphrodites, mais les glandes nidamentaires n'existent que chez les femelles et les hermaphrodites incubant les embryons dans le lophophore. La fécondation interne a lieu dans le métacœlome; les œufs sont alors rejetés par les néphridies directement dans l'eau de mer ou incubés dans le lophophore, selon les espèces. La segmentation de l'œuf est totale, égale et se déroule selon le type radiaire. Le développement embryonnaire conduit à la formation d'une larve ciliée pélagique, nommée *actinotrocha* (actinotroque), caractérisée par un lobe préoral, une plaque apicale, des tentacules larvaires, une couronne ciliée périanale et des protonéphridies. Par métamorphose, l'actinotroque se transforme en un jeune Phoronidien.

Outre la reproduction sexuée, les Phoronidiens présentent une reproduction asexuée, par scissiparité, au niveau de la zone médiane du métasome. Ils peuvent aussi rejeter leur lophophore à intervalles réguliers, par autotomie. Dans ces deux cas, la régénération des parties manquantes intervient rapidement, selon des procédés souvent semblables à ceux du développement ontogénétique, mais certains processus sont distincts des schémas de l'ontogenèse et généralement plus rapides, plus simples et plus évolués.

Les Phoronidiens occupent une place primordiale dans l'arbre phylétique des Métazoaires : ils appartiennent aux Archicœlomates Deutérostomes, c'est-à-dire à la lignée évolutive aboutissant aux Chordés. Bien que leur position dans cette lignée reste encore à établir, il faut rapprocher les Phoronidiens des Ptérobranches (Hémichordés).

BIBLIOGRAPHIE

EMIG C. C., *Taxonomie et systématique des Phoronidiens,* in *Bull. Mus. Hist. nat.,* Paris (Zool.), 8, 469-568, 1971. - GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie,* t. 5, Paris, 1959. - HYMAN L. H., *The Invertebrates : Smaller Cœlomates Groups,* vol. 5, New York, 1959. - SELYS-LONGCHAMPS M. de, *Phoronis, Fauna Flora Golf Neapel,* 30, 1907.

Dans l'état actuel des connaissances, les Chétognathes doivent être mis à part dans la classification et ne peuvent être inclus dans aucun embranchement.

CHÉTOGNATHES

Cœlomates Deutérostomiens, les représentants de la classe des Chétognathes sont des organismes marins de petite taille, généralement adaptés à la vie pélagique. Leur corps, allongé, à symétrie bilatérale, est pourvu de replis cuticulaires appelés « nageoires » (une ou deux paires de nageoires latérales et une nageoire caudale). Il comprend trois parties : la tête, arrondie ou triangulaire, le tronc, plus ou moins fusiforme, et la queue.

Le *revêtement tégumentaire* de ces Animaux est composé d'un épiderme simple, stratifié en certains endroits (tête), doublé extérieurement par une cuticule mince, avec des aires glandulaires.

La *musculature* comporte quatre faisceaux longitudinaux et quelquefois des éléments obliques. Elle est particulièrement développée au niveau de la tête.

La *cavité cœlomique* compte trois parties distinctes correspondant à chacune des régions du corps précédemment citées. Dans le tronc, le cœlome est en outre divisé longitudinalement selon le plan de symétrie par un mésentère qui entoure le tube digestif.

Le *tube digestif* commence au niveau de l'ouverture buccale située à l'extrémité de la tête. La bouche est recouverte par un capuchon susceptible de se rabattre et de s'écarter en laissant apparaître deux ou quatre rangées de dents de petites dimensions et deux groupes latéraux de crochets. Ceux-ci, dotés d'une musculature puissante, jouent un rôle important de collecteurs de nourriture en dirigeant les proies vers la bouche. Cette dernière, qui peut être partiellement exsertile, s'élargit en un vestibule auquel fait suite un œsophage, puis un long intestin quelquefois pourvu de deux diverticules. Le rectum, cilié, débouche ventralement à l'extérieur par un orifice anal sans sphincter. Le niveau de l'anus constitue la limite entre le tronc et la queue. Les Chétognathes ne présentent pas d'organes excréteurs différenciés. Font également défaut les appareils circulatoire et respiratoire.

Le *système nerveux,* complexe, présente un double collier. Il comprend fondamentalement un ganglion cérébral bilobé, placé dans la tête en position dorsale. Il en part des connectifs dont deux se dirigent vers deux ganglions vestibulaires, dorsaux, situés sur les côtés de la bouche et réunis entre eux par une commissure ventrale. Deux autres connectifs relient le ganglion cérébral à un ganglion ventral, localisé dans le tronc et qui émet deux nerfs qui s'anastomosent. De deux ganglions œsophagiens naissent des nerfs vers le tube digestif.

Les *organes des sens.* Outre des cils répartis sur tout le corps, les Chétognathes présentent une structure à fonction tactile, la couronne cilio-glandulaire. Cette couronne, de forme variable, est placée dorsalement à la partie postérieure de la tête. Cette dernière porte aussi deux yeux constitués en général par cinq ocelles à cellules rétiniennes.

Citons également deux formations assez mal connues, à fonction probablement tactile, les organes rétrocérébraux, localisés près du ganglion cérébral.

Appareil reproducteur. Les Chétognathes sont hermaphrodites. Leurs ovaires, allongés, sont situés dans la région postérieure du tronc, parallèlement à l'intestin. La lumière des oviductes abrite une autre formation tubulaire, le réceptacle séminal, où sont retenus les spermatozoïdes mûrs qui proviennent le plus souvent d'un autre individu, car la fécondation est généralement croisée. Les conduits génitaux femelles débouchent à l'extérieur par des pores proches de l'anus.

Les testicules se trouvent dans la région caudale. Les spermatozoïdes mûrs gagnent un long tube, le canal déférent, qui présente un renflement dont la place et la forme sont variables : la vésicule séminale. Les pores génitaux mâles sont en position ventrale.

Comme nous l'avons dit, la fécondation, à laquelle participent des cellules accessoires, est généralement croisée; toutefois, il existe des cas d'autofécondation exclusive. Les œufs fécondés sont émis à l'extérieur et flottent à la surface de l'eau. Le développement est direct.

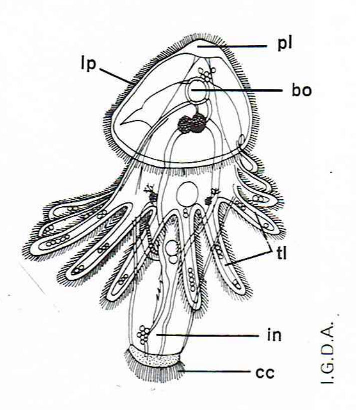
Les Chétognathes, essentiellement planctoniques, présentent un rythme journalier, remontant la nuit vers la surface. Ils peuvent nager grâce aux mouvements de leurs nageoires et aux ondulations de leur corps, qui résultent des contractions des quatre faisceaux musculaires longitudinaux. Ce sont des prédateurs qui ingèrent quantité de Copépodes et autres petits Crustacés, ainsi que des méduses, etc. Les Chétognathes sont très largement répandus dans le monde.

Parmi les genres les plus remarquables et les plus riches en espèces de la classe des Chétognathes, citons le genre *Sagitta* dont les représentants présentent deux paires de nageoires latérales.

Notons que certains *Spadella* (avec une seule paire de nageoires latérales), contrairement à la majeure partie des Chétognathes, mènent une vie benthique, se mouvant sur les fonds et adhérant au substrat au moyen d'une papille adhésive.

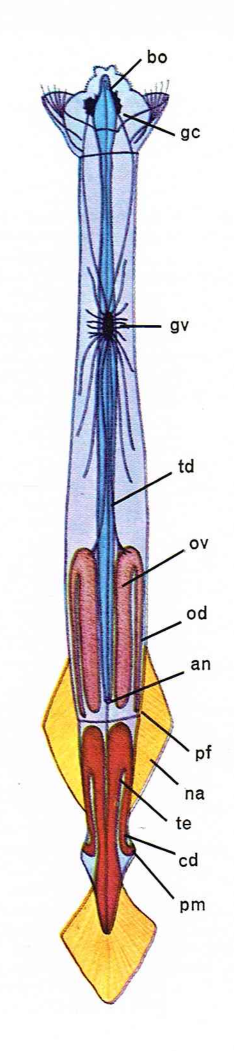
BIBLIOGRAPHIE

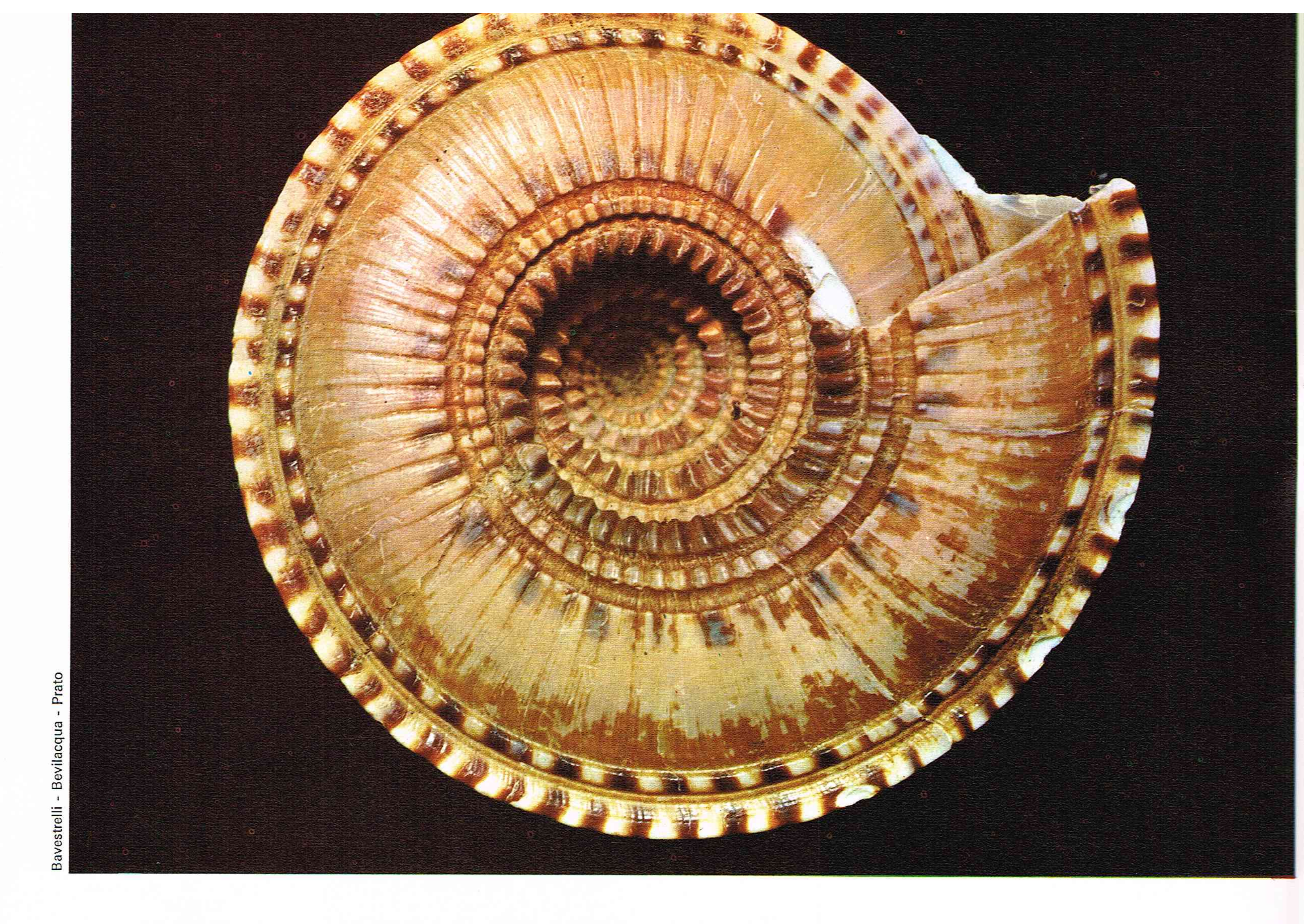
BEAUCHAMP P. de., *Classe des Chétognathes in* P.-P. GRASSÉ., *Traité de zoologie,* t. 5, fasc. 2, p. 1500-1520, Paris, 1960. Masson éd. - FURNESTIN M.L., 1957. *Chaetognathes et zooplancton du secteur atlantique marocain.* Thèse d'État, Paris, Institut scientifique et technique des pêches maritimes, 356.



▲ ***Larve* actinotrocha *de Phoronidien : lp, lobe préoral; pl, plaque apicale (ganglion nerveux); bo, bouche; tl, tentacules larvaires; in, intestin; cc, couronne ciliée périanale.***

▼ ***Représentation schématique de la structure anatomique d'un Chétognathe du genre* Spadella *: bo, bouche; gc, ganglion cérébral; gv, ganglion ventral; td, tube digestif; ov, ovaire; od, oviducte; an, anus; pf, pore génital femelle; na, nageoire; te, testicule; cd, canal déférent; pm, pore génital mâle.***





Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

LES MOLLUSQUES

▲ *Les Mollusques ont un corps de consistance molle, mais élaborent fréquemment des parties dures calcifiées ou seulement cornées, internes ou externes comme cette coquille de* Architectonica, *un Gastéropode de la mer Rouge.*

Par définition les Mollusques ont un corps de consistance molle, mais il est fréquent qu'ils élaborent des parties dures, calcifiées ou seulement cornées, externes ou internes, toujours bien caractérisées par leur forme, souvent aussi par leur couleur. Ces mêmes parties dures, parfois admirablement conservées dans les couches sédimentaires des divers horizons géologiques, témoignent de l'ancienneté de ces Animaux, dont de nombreuses lignées, après avoir proliféré, ont à jamais disparu.

Originaires du milieu marin, les Mollusques s'y sont beaucoup diversifiés ; cependant, certains de leurs représentants se sont adaptés à la vie en eau saumâtre, à la vie en eau douce et même à la vie sur terre. Ils constituent un ensemble très hétérogène d'Animaux chez lesquels se retrouvent pourtant un certain nombre de caractères communs au point que l'embranchement qu'ils forment a une réelle individualité.

Cet embranchement contient en fait des classes d'Animaux à tégument spiculeux (Solénogastres, Caudofoveata), lequel peut élaborer aussi une série de plaques dorsales (Placophores), et des classes bien caractérisées soit par une coquille unique (Tryblidiacés, Gastéropodes, Scaphopodes), soit par deux valves (Bivalves), ou encore par un test de même signification (Céphalopodes).

Les trois premières classes constituent la division des Aculifères, les cinq dernières celle des Conchifères.

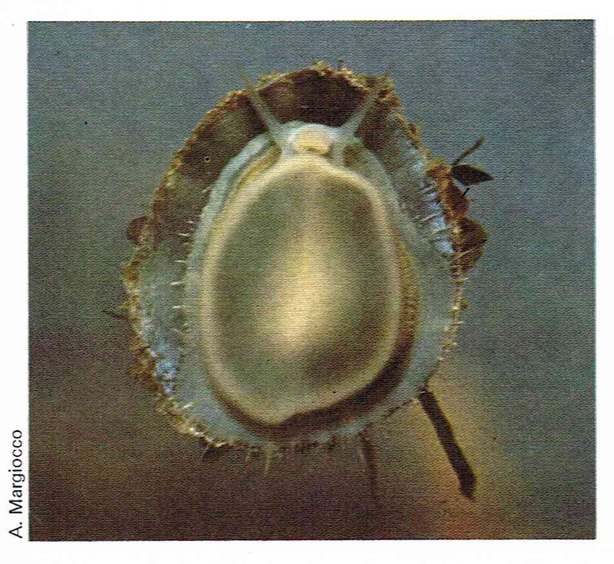
Par rapport aux embranchements avec lesquels il a le plus d'affinités (Annélides, Arthropodes), celui des Mollusques offre d'intéressantes particularités, entre autres l'absence de métamérisation nette. En outre, le corps, très déformable en raison d'une forte musculature, est revêtu dorsalement par le manteau, zone tégumentaire qui présente deux propriétés remarquables, celle d'élaborer la coquille et celle de former par un repli une cavité palléale qui abrite les branchies.

Les Mollusques dérivent vraisemblablement d'un ancêtre commun dont l'organisation était peut-être comparable à celle des Plathelminthes du groupe des Turbellariés. On ne sait sous quels traits se présentait cet archétype ; aussi se borne-t-on en général à définir un « type morphologique » inspiré de l'organisation des Gastéropodes. Cependant, au cours de leur évolution, ceux-ci ont subi une curieuse torsion d'une partie de leur corps, torsion qui a eu d'importantes conséquences sur leur organisation. Pour une conception d'ensemble de l'embranchement, un tel type morphologique est représenté sous la forme du Gastéropode prétorsionnel, c'est-à-dire imaginé tel qu'il devait être avant l'apparition de la torsion. Un tel modèle, qui correspond à un type moyen de Mollusque, permet d'imaginer le sens général de l'évolution des classes. La phylogénie des Mollusques a fait l'objet de bien des théories ; c'est de la plus récente (Salvini-Plawen, 1969, 1972) qu'il sera tenu compte ici.

Organisation générale

Dans le corps de tout Mollusque se distinguent deux ensembles souvent bien individualisés : le céphalopodium, complexe formé par l'union de la tête et du pied, puis le complexe palléo-viscéral, ou viscéro-pallium, qui, prolongeant la tête vers l'arrière, surmonte la portion pédieuse. Fragile, la portion viscérale est protégée dans de nombreux cas par la coquille.

Le *céphalopodium* ne mérite pleinement son nom que dans la classe des Céphalopodes, où la tête forme avec le pied une masse unique. Ailleurs, la tête, où s'ouvre l'orifice buccal, contient la partie antérieure du tube digestif et les centres nerveux principaux ; elle porte aussi des organes sensoriels tels que les tentacules et les rhino-



A. Margiocco

phores. Distincte, prolongée par un mufle chez les Gastéropodes, elle se réduit dans la plupart des autres groupes pour disparaître à peu près complètement chez les Bivalves, où la bouche en représente le seul témoin.

Le pied, à musculature en général puissante, formé d'une sole aplatie chez les Gastéropodes et les Placophores, s'aplatit latéralement chez les Bivalves, où il prend la forme d'une hache (d'où le nom de Pélécypodes donné à ces Animaux) ; mais il a un aspect vestigial chez les Solénogastres. En revanche, celui des Céphalopodes est représenté par la couronne des bras et des tentacules qui entourent la tête et par un organe tubuleux ventral, l'entonnoir, ouvert dans la cavité palléale. La musculature se relie pour une bonne part à la coquille.

La *masse viscérale,* traversée par le tube digestif, est occupée par la glande digestive et le complexe formé par les gonades, le cœur entouré de son péricarde, puis les reins. Ce dernier groupe d'organes représente en toute logique ce qui reste des formations cœlomiques, mais c'est à grand-peine qu'on a tenté d'y trouver des traces de la métamérisation qui, normalement, résulte de la partition du cœlome. En fait, la métamérisation se produit chez les Animaux tels que les Annélides ou les Arthropodes, chez lesquels la croissance a lieu selon l'axe principal du corps. Or, Portmann (1961) a fait observer que chez beaucoup de Mollusques un axe de croissance secondaire, oblique par rapport à l'axe principal, contribue à donner une conformation particulière aux Animaux, car il assure un développement très grand du complexe palléal.



A. Margiocco

◀ *Le pied des Mollusques présente des aspects variés ; chez les Gastéropodes comme* Patella *(en haut), il forme une sole aplatie ; chez les Céphalopodes (en bas à gauche), il est représenté par une couronne de bras et de tentacules qui entourent la tête et par l'entonnoir.*

EMBRANCHEMENT DES MOLLUSQUES

Classe des Caudofoveata

Classe des Solénogastres

Classe des Placophores ou Polyplacophores

- ○ *ordre des Lepidopleurina*
- ○ *ordre des Ischnochitonina*
- ○ *ordre des Acanthochitonina*

Classe des Tryblidiida

Classe des Gastéropodes

□ *Sous-classe des Prosobranches*
- ○ *ordre des Archaeogastropoda*
- ○ *ordre des Neritoidea*
- ○ *ordre des Mesogastropoda*
- ○ *ordre des Neogastropoda*

□ *Sous-classe des Pulmonés*
- ○ *ordre des Basommatophores*
- ○ *ordre des Stylommatophores*

□ *Sous-classe des Opisthobranches*
- ○ *ordre des Cephalaspidea*
- ○ *ordre des Runcinacea*
- ○ *ordre des Acochlidiacea*
- ○ *ordre des Sacoglossa*
- ○ *ordre des Aplysiacea*
- ○ *ordre des Pleurobranchacea*
- ○ *ordre des Thecosomata*
- ○ *ordre des Gymnosomata*
- ○ *ordre des Nudibranchiata*

Classe des Bivalves ou Lamellibranches

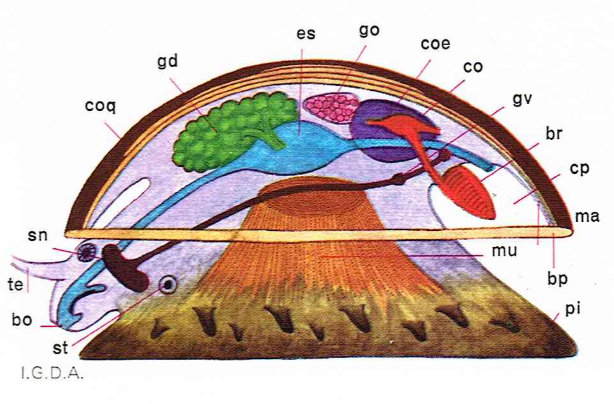
- ○ *ordre des Protobranchiata*
- ○ *ordre des Filibranchiata*
- ○ *ordre des Eulamellibranchiata*
- ○ *ordre des Septibranchiata*

Classe des Scaphopodes

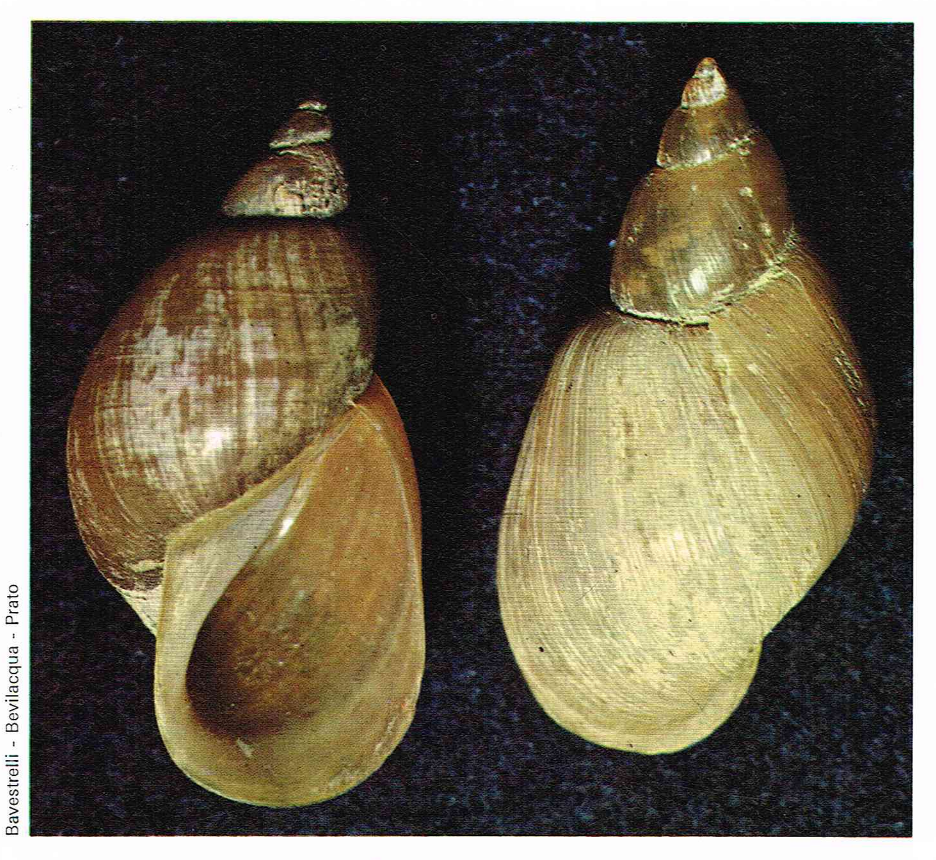
Classe des Céphalopodes

□ *Sous-classe des Nautiloidea*

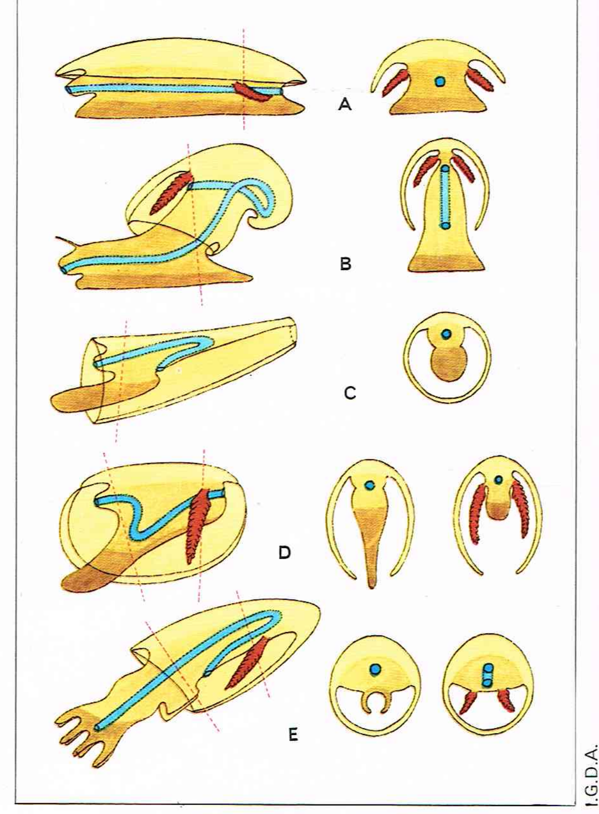
□ *Sous-classe des Coleoidea*
- ○ *ordre des Decapoda*
- ○ *ordre des Octopoda*
- ○ *ordre des Vampyromorpha*



◀ *Schéma de l'organisation d'un Mollusque primitif : st, statocyste ; bo, bouche ; te, tentacule ; sn, système nerveux central ; coq, coquille ; gd, glande digestive ; es, estomac ; go, gonade ; coe, cœlome péricardique ; co, cœur ; gv, ganglion viscéral ; br, branchie ; cp, cavité palléale postérieure ; ma, manteau ; mu, muscle coquillier ; bp, bord palléal ; pi, pied.*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

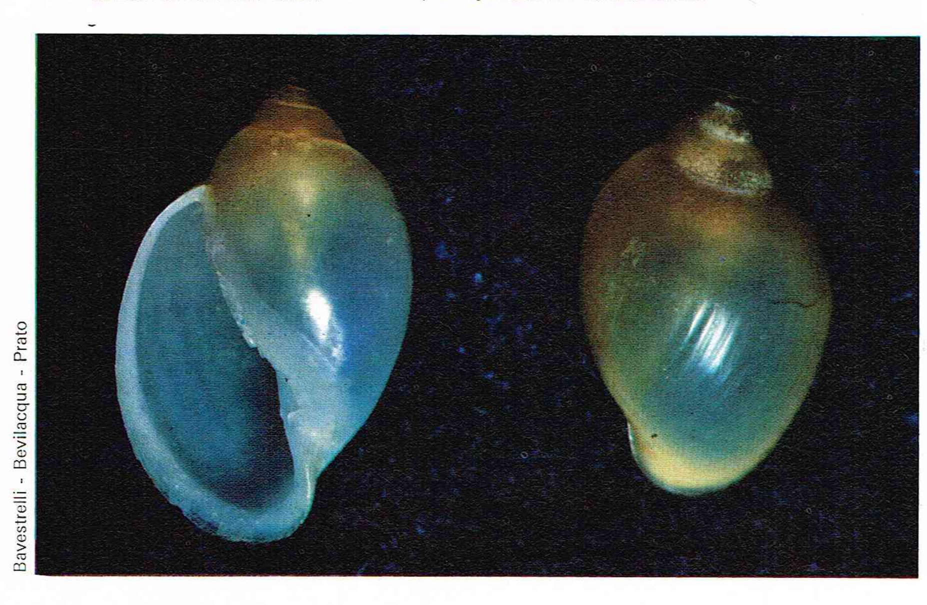


I.G.D.A.

▲ *La coquille des Mollusques Gastéropodes est le plus souvent enroulée en spirale. L'enroulement est généralement dextre; c'est le cas de cette coquille de* Lymnaea peregra *(à gauche). Représentation de la correspondance anatomique entre les diverses classes de Mollusques (à droite); coupes longitudinales et transversales au niveau des lignes en pointillé; A, Polyplacophores; B, Gastéropodes; C, Scaphopodes; D, Bivalves; E, Céphalopodes.*
▼ *Cette coquille de* Physa fontinalis *présente un enroulement senestre.*

C'est aussi dans la masse viscérale que passe l'anse nerveuse issue des centres nerveux céphaliques, anse qui se renfle de distance en distance en ganglions d'où partent des nerfs importants.

Le *manteau* est une formation tégumentaire qui revêt la masse viscérale et la déborde de façon inégale sur son pourtour. La cavité déterminée par le développement du repli du manteau, ou repli palléal, est la cavité palléale. Dans cette cavité palléale se trouvent les branchies, organes respiratoires fort délicats qui sont en principe à peu de distance des émonctoires, anus et orifices urinaires, ainsi que deux chimio-récepteurs, les osphradies, et une glande hypobranchiale qui contribue à agglutiner les particules indésirables. La cavité palléale a chez les Mollusques une importance primordiale. C'est un véritable organe de « sanitation » au sens des auteurs anglais et, comme les branchies ne sauraient fonctionner utilement en milieu pollué, des dispositifs, surtout ciliaires, tendent à éloigner de celles-ci les produits du métabolisme que rejettent les émonctoires.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

Dans le Mollusque primitif prétorsionnel, la cavité palléale devait se situer à l'arrière de la masse viscérale et le tube digestif, après un trajet subrectiligne, devait y déboucher. Deux phénomènes ont complètement bouleversé cette disposition : une flexure ventrale accentuée a reporté l'anus en avant, sous la bouche, si bien que la cavité palléale s'est trouvée orientée vers l'avant; puis la masse viscérale du Mollusque Gastéropode, peut-être par suite d'une mutation larvaire, a subi une rotation de 180° dans le sens inverse des aiguilles d'une montre, de telle sorte que la cavité palléale et l'anus se sont placés en arrière de la bouche, à la face dorsale de l'Animal. La conséquence d'une telle rotation fut la torsion de l'anse nerveuse qui, partant des centres nerveux supra-œsophagiens, passait sous la portion postérieure du tube digestif. Cette anse a donc pris une configuration en 8 et la torsion en U du tube digestif, après son accomplissement, à provoqué le report de l'anus au-dessus de la tête, ou presque. Ce phénomène, unique dans tout le règne animal, s'observe au cours de la vie embryonnaire des Mollusques Gastéropodes ou au moins dans le groupe des Prosobranches, car ailleurs il est si peu apparent qu'il suggère qu'une détorsion a pu intervenir. On voit ainsi que le schéma de l'archétype rend compte d'une organisation présumée et que, s'il se réalise parfois, c'est à la suite de phénomènes intervenus secondairement. Quoi qu'il en soit, la torsion a déterminé la dissymétrie du corps; elle a entraîné la perte de l'un des deux reins, ainsi que de nombreuses autres modifications. Il s'y est en outre ajouté un second phénomène, l'enroulement de la masse viscérale et, par voie de conséquence, celui de la coquille qui la recouvre.

Ces bouleversements n'ont affecté que la classe des Gastéropodes et la considération des fossiles montre qu'au cours d'une période, bien lointaine en vérité, ont vécu des Gastéropodes isopleures, à coquille enroulée rigoureusement dans un plan, comme celle du nautile, Animal du groupe des Céphalopodes.

La diversification des Mollusques, la séparation des classes s'est produite avant même le Cambrien, de sorte qu'il est impossible de retracer la généalogie des classes.

Les *productions du manteau*, spicules, plaques, coquille univalve, valves des Lamellibranches, tube des Scaphopodes et test des Céphalopodes sont d'une très grande diversité. Les spicules des Aculifères résultent de l'activité de cellules éparses dans le manteau. Les plaques des

Placophores, très calcifiées, s'agencent en série de la tête à la partie postérieure du corps. Leur articulation permet à l'Animal de s'enrouler dans un plan à la façon des cloportes. La coquille des Tryblidiacés, en cône, révèle par son apex un enroulement en spirale dans un plan. Celle des Gastéropodes, parfois absente ou remplacée par des granulations calcaires, peut être conique comme chez les patelles, ou en nacelle, mais elle est bien plus souvent enroulée en spirale. L'enroulement est dextre en général, c'est-à-dire que, si la coquille est observée par son extrémité supérieure (apex), il se fait jusqu'à l'ouverture dans le sens des aiguilles d'une montre. L'Animal peut s'y retirer en totalité, ou en partie, par contraction de son muscle columellaire; mais dans le premier cas, réalisé chez les Prosobranches, l'ouverture peut être obstruée, après rétraction de l'Animal, par un opercule corné ou calcifié élaboré par la face postéro-dorsale du pied. Les Pulmonés, tels que l'escargot, ne possèdent pas d'opercule, mais ils sécrètent, lorsqu'ils se retirent dans leur coquille, un épiphragme qui les isole du monde extérieur.

Les Bivalves, ou Lamellibranches, à corps généralement symétrique enclos dans un vaste manteau, sont protégés par un ensemble de deux valves plus ou moins épaisses, articulées dorsalement au niveau d'une charnière pourvue ou non de dents constituant un remarquable dispositif d'engrenage. Ces deux valves, unies par un ligament élastique dorsal qui tend normalement à les maintenir béantes, sont reliées à leur face interne par un ou deux muscles adducteurs disposés de telle sorte que l'Animal, en les contractant, peut s'enclore complètement dans ces valves.

Le tube des Scaphopodes rappelle souvent par sa forme une défense d'éléphant; il est ouvert à ses deux extrémités, au moins à l'état adulte. Dans le groupe des Céphalopodes, seul le nautile possède, de nos jours, une coquille calcifiée externe, qui est du reste plus complexe que celle des Gastéropodes. Celle que produit la femelle de l'argonaute, élégante, légère, est une production d'un tout autre type qui, en fait, ne peut être identifiée à une véritable coquille.

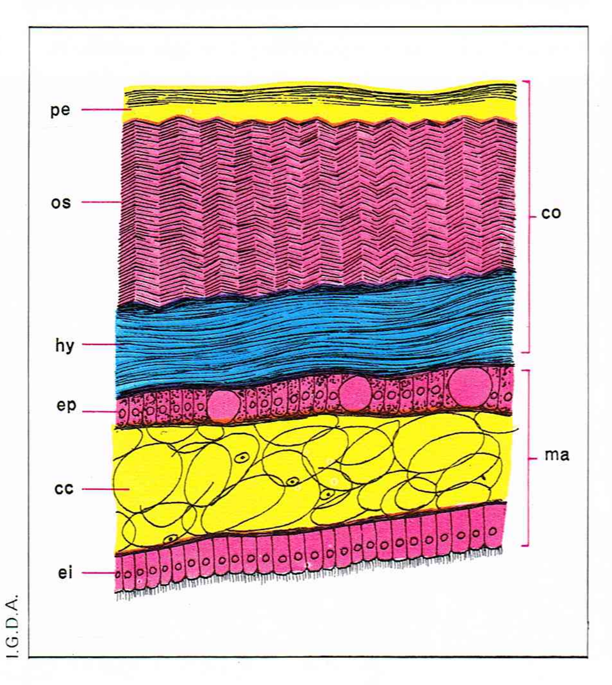
Beaucoup d'autres Céphalopodes sont dotés d'une sorte de squelette interne calcifié (sépion), ou d'une « plume » cornée (calmars) que revêt le tégument dorsal et dont l'origine se rapproche beaucoup de celle de la coquille des autres Mollusques.

Sur le plan structural, la coquille ne représente pas une formation homogène. Elle est élaborée par deux régions du manteau : le rebord palléal, qui la limite à sa périphérie et en assure l'agrandissement, puis tout le reste de la surface du manteau qui, progressivement, en accroît l'épaisseur. Chez les Bivalves où elle est la mieux connue, la coquille est constituée de trois couches superposées : le périostracum, à l'extérieur, formé d'une substance organique protectrice mal définie, la « conchyoline », l'ostracum ou couche des prismes, où sont juxtaposés essentiellement des cristaux de calcite, puis l'hypostracum, couche porcelanée ou nacrée. La couche de prismes est particulièrement résistante du fait de la disposition plus ou moins entrecroisée des cristaux. En fait, bien que due à l'activité du manteau, la sécrétion de la coquille relève pour une grande part des conditions biochimiques et biophysiques qui se trouvent réalisées au sein du liquide extra-palléal, mince couche fluide interposée entre le manteau et la coquille. Les cristaux de carbonate de calcium sont engendrés sur une matrice de conchyoline qui, en quelque sorte, dirige leur évolution.

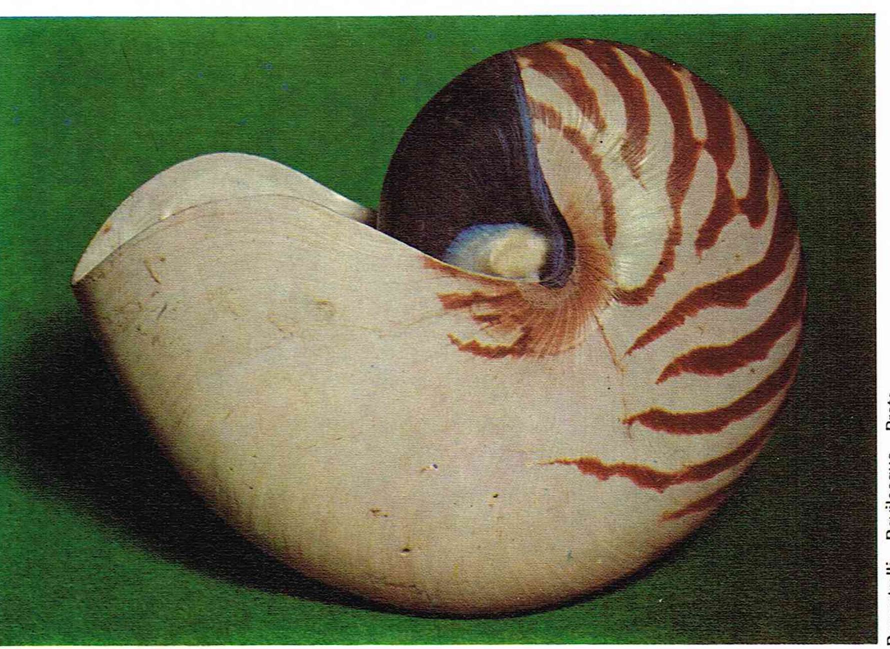
Le tégument des Mollusques, d'une façon générale, est riche en glandes qui élaborent un mucus utile en de nombreuses circonstances. Ce tégument contenant de nombreuses fibres musculaires a souvent la valeur d'un étui musculo-cutané résistant et très déformable.

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ ***Les Bivalves, comme leur nom l'indique, sont protégés par une coquille présentant deux valves, une droite et une gauche.***
▼ ***A gauche, schéma d'une section à travers la coquille et le manteau d'un Bivalve : co, coquille; ma, manteau; pe, périostracum; os, ostracum; hy, hypostracum; ep, épithélium externe; cc, couche de tissu conjonctif; ei, épithélium interne.***
A droite, une coquille de **Nautilus pompilius*****; le nautile est le seul Céphalopode actuel qui produise une coquille calcifiée externe.***

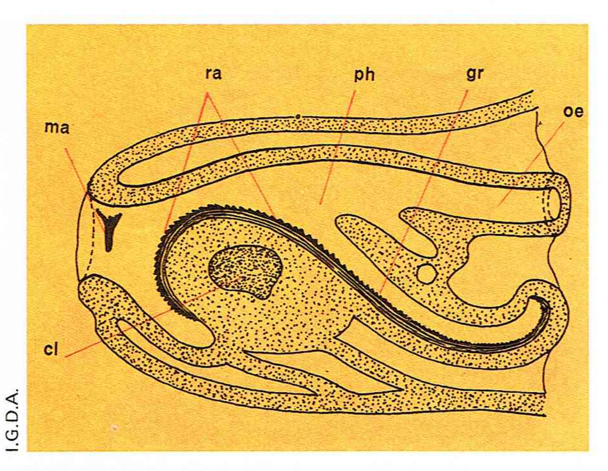


I.G.D.A.

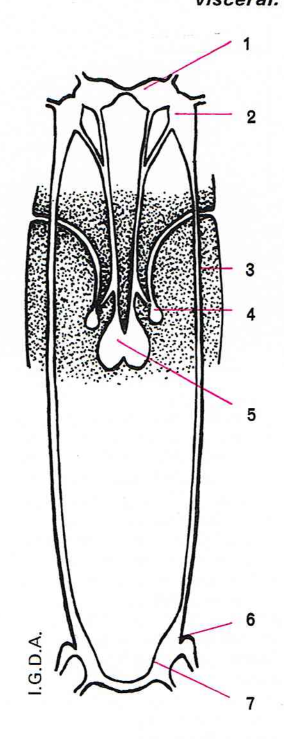


Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

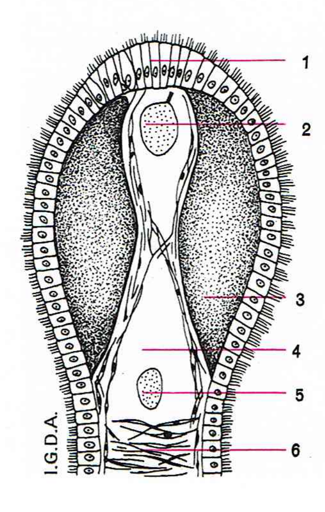
▶ *Schéma du bulbe buccal d'un Mollusque : cl, cartilage lingual; ma, mâchoire; ra, radula; ph, pharynx; gr, gaine radulaire; oe, œsophage.*



▼ *Système nerveux et statocystes d'un Mollusque du genre* Nucula *: 1, ganglion cérébroïde; 2, ganglion pleural; 3, pied; 4, statocyste; 5, ganglion pédieux; 6, ganglion osphradial; 7, ganglion viscéral.*



▼ *Coupe à travers une osphradie de Gastéropode : 1, épithélium sensoriel; 2, nerf de l'osphradie; 3, soutien cartilagineux; 4, sinus sanguin; 5, rameau nerveux branchial; 6, tissu de soutien.*



L'*appareil digestif* des Mollusques offre d'intéressantes caractéristiques dans sa région antérieure du fait qu'en arrière de la bouche existe dans toutes les classes, à l'exception de celle des Bivalves, outre des mâchoires chitinisées, un appareil radulaire complexe essentiellement constitué d'une radula, ruban plus ou moins long garni de rangées de dents parfois fort nombreuses, différemment conformées selon le régime alimentaire.

La radula, engendrée dans une gaine radulaire, est mue par de nombreux muscles. L'œsophage donne accès à l'estomac, poche complexe en rapport par des conduits avec une glande digestive où se produirait une partie de la digestion. La paroi même de l'estomac différencie une région chitineuse, le bouclier gastrique, où sont triturés les aliments qui y sont conduits par des gouttières ciliées avant d'être séparés des matières inutilisables au niveau d'une aire de triage, également ciliée. L'estomac contient en outre, chez de nombreuses formes, un stylet cristallin capable de libérer des enzymes et qui, animé d'un mouvement de rotation, bute contre le bouclier gastrique.

L'*appareil circulatoire* des Mollusques n'est pas clos; il tend à l'être seulement chez les Céphalopodes. Du cœur, qui présente selon les groupes une conformation assez différente, partent des vaisseaux aortiques ouverts dans des sinus dont l'un des plus importants se trouve dans le pied. Le sang revient au cœur après avoir circulé dans les branchies où il subit l'hématose. L'appareil respiratoire, représenté par deux séries longitudinales de branchies chez les Chitons (Placophores), par deux paires de lames branchiales chez les Bivalves, par une ou deux cténidies chez les Prosobranches et par une ou deux paires de branchies chez les Céphalopodes, se réduit beaucoup ou même disparaît sous sa forme typique (Solénogastres) pour faire place à la respiration tégumentaire. Mais la transformation la plus profonde semble bien être celle qui s'est produite lors de l'adaptation à la vie aérienne. A cet effet est apparue une cavité pulmonaire comparable à la cavité palléale des formes aquatiques dont le plafond s'est considérablement vascularisé. Les Mollusques terrestres, tous Gastéropodes, appartiennent au groupe des Pulmonés, mais certains de leurs représentants (lymnées, planorbes, etc.) ont fait retour à l'habitat aquatique sans toutefois acquérir des branchies. Le sang, ou hémolymphe, contient rarement de l'hémoglobine (planorbes, arches); le pigment, ou hémocyanine, dissous dans le sérum sanguin, contient du cuivre.

La cavité péricardique communique avec l'extérieur par des reins et leur conduit évacuateur; cependant, par suite de la torsion, le rein droit a fréquemment disparu.

Le *système nerveux* est l'un des éléments les plus caractéristiques des Mollusques, car, des plus primitifs aux plus évolués, il subit des transformations considérables qui résultent d'une tendance à la constitution de centres cérébraux de plus en plus concentrés. Ici encore le type Gastéropode primitif peut servir de type de référence. On y trouve des ganglions cérébroïdes supra-œsophagiens plus ou moins confluents ou unis par une commissure cérébroïde, reliés par deux connectifs à deux ganglions pédieux sous-œsophagiens accolés ou unis l'un à l'autre par une courte commissure pédieuse. Ces deux paires de ganglions, portées par un collier périœsophagien, se relient en arrière à deux ganglions pleuraux d'où émane l'anse viscérale sur laquelle se voient une paire latérale de ganglions et un ganglion viscéral, ou plusieurs. La *chiastoneurie,* ou disposition en 8 de l'anse viscérale, a pour effet de modifier considérablement les rapports de situation de ces ganglions, car la branche de l'anse viscérale issue du ganglion pleural droit passe de droite à gauche au-dessus du tube digestif en se dirigeant vers le ganglion supra-intestinal alors que l'autre branche, issue du ganglion pleural gauche, passe sous l'œsophage de gauche à droite et porte le ganglion sous-intestinal.

En avant des ganglions cérébroïdes part aussi un collier sur lequel se trouvent deux ganglions buccaux.

Dans les formes inférieures des Solénogastres et des Caudofoveata, la disposition du système nerveux est bien plus simple. Des centres nerveux, assez paradoxalement déjà condensés, partent deux paires de longs cordons nerveux, l'une latérale, l'autre ventrale, unies entre elles par de nombreuses commissures issues de renflements ganglionnaires. Il existe également deux arcs nerveux chez les Placophores et chez *Neopilina;* mais, comme les Gastéropodes, les Bivalves possèdent une commissure viscérale.

Un cerveau véritable, complexe, existe chez les Céphalopodes. C'est en effet dans ce groupe que la cérébralisation est la plus nette.

Les *organes sensoriels,* en relation avec les centres nerveux des Mollusques, sont de plusieurs types. Au premier rang de ceux-ci, les yeux montrent tous les degrés de complexité entre la vésicule ouverte et l'œil extrêmement différencié des Céphalopodes. Il est aussi intéressant de constater que quelques Bivalves tels que les pectens, ou coquilles Saint-Jacques, portent des yeux déjà fort complexes, non sur la tête qui est absente, mais sur le bord du manteau.

Les Mollusques sont dotés d'une paire d'organes statorécepteurs logés dans la partie antérieure du pied. Dans la cavité palléale des Gastéropodes aquatiques existe une osphradie, petit organe d'aspect pectiné rappelant une branchie (cténidie), dont la fonction se rapporte certainement à l'appréciation des qualités de l'eau. En outre, sur la plus grande partie du corps des Mollusques, notamment sur les tentacules des Gastéropodes, existent des terminaisons sensorielles.

Les *organes reproducteurs* comprennent les gonades et les voies évacuatrices auxquelles s'adjoignent fréquemment des organes copulateurs. Les sexes sont séparés ou réunis, et la fécondation est externe ou interne. Les gonades, logées dans la masse viscérale, peuvent s'étendre jusque dans le manteau (moule).

Les appareils copulateurs consistent souvent en un vagin et un pénis simples ou complexes; toutefois, chez les Céphalopodes, les gamètes mâles sont transmis à l'orifice femelle par l'intermédiaire d'un bras spécialisé.

Physiologie

Locomotion. Les multiples adaptations des Mollusques ont évidemment nécessité d'importants ajustements physiologiques, compte tenu des modifications profondes survenues dans l'anatomie de ces Animaux. Les modes de locomotion, en rapport étroit avec la conformation du pied, vont de la reptation à la nage et même au saut. Les Placophores, *Neopilina* et de nombreux Gastéropodes rampent à l'aide d'une large sole pédieuse garnie de cils. Le pied fort réduit des Solénogastres ne peut assurer qu'une reptation réduite, mais celui des Bivalves, souvent apte à changer considérablement de volume, s'amincit pour pénétrer dans la vase puis se dilate et, ainsi fixé, attire l'Animal en profondeur. L'opération se renouvelle jusqu'à enfouissement complet.

Les Gastéropodes de plusieurs groupes possèdent un pied très élargi en nageoires qui, battant synchroniquement, permettent une nage assez rapide. C'est aussi par des parapodies, larges dilatations de la région ventrale du corps, que nagent les aplysies et d'autres Gastéropodes du groupe des Opisthobranches. Mais les meilleurs nageurs sont incontestablement les Céphalopodes Décapodes qui mènent une vie pélagique et peuvent effectuer des déplacements extrêmement rapides en expulsant avec



G. Mazza

force, par l'entonnoir, l'eau contenue dans leur cavité palléale. C'est là le mode de propulsion « par jet ».

Les pectens et les limes utilisent pour fuir un mode de propulsion assez analogue. Ces Animaux, en refermant brusquement et rythmiquement leurs valves, se déplacent par sauts successifs sur plusieurs mètres.

Le mode d'alimentation se trouve être en rapport étroit avec la constitution du tube digestif, et plus précisément de la radula. Lorsque celle-ci fait défaut, comme chez les Bivalves, le mode d'alimentation devient très particulier, car il utilise les courants produits par l'activité des cils des branchies. Dans l'ensemble donc, le régime est macrophagique, herbivore, carnivore ou microphagique; mais les procédés utilisés pour la capture des micro-organismes ou des proies sont des plus variés. Ils mettent en œuvre, outre les courants ciliaires, les propriétés du mucus et celles de la radula, des dispositifs de préhension, de filtration, parfois de perforation, d'étouffement, de succion et de paralysie par des venins.

La *digestion* est fréquemment extra cellulaire, car elle résulte de l'action de plusieurs enzymes sécrétées par des glandes ou des cellules glandulaires situées au niveau de l'œsophage, de l'estomac, ou libérées par le stylet cristallin. Mais, en particulier chez les Bivalves et chez plusieurs Gastéropodes, la glande digestive représente un organe phagocytaire apte à englober de petites proies et à les digérer avant de transmettre les produits de la digestion à des amœbocytes qui les emportent à distance. La différenciation des glandes qui interviennent dans la digestion est particulièrement importante chez les Céphalopodes qui, dans leur grande majorité, se nourrissent d'Animaux souvent de belle taille.

Circulation. Le système circulatoire n'est clos que chez les Céphalopodes qui ont, entre les artères et les veines, de véritables capillaires. Dans ce groupe, une circulation branchiale définie s'interpose entre les veines et le cœur. Chez les Scaphopodes par contre le cœur est rudimentaire, peu apparent et tel que le mouvement du sang dans les sinus ne dépend que des contractions musculaires. Deux Opisthobranches au moins *(Alderia modesta, A. uva)* n'ont ni cœur, ni artères. La circulation du sang est assurée chez eux par la contraction des papilles dorsales. *Rhodope,* dont la position parmi les Mollusques a été contestée, n'a pas de cœur non plus. Le sang de *Neopilina,* après avoir traversé deux oreillettes, parvient à deux ventricules d'où il ressort par une artère. La multiplicité des branchies des Placophores a souvent été interprétée comme un indice de segmentation mais, en fait, celles-ci s'abouchent à une veine branchiale unique. Ces Animaux ont un cœur à deux oreillettes, comme les Bivalves et les Gastéropodes inférieurs, car les Gastéropodes plus évolués n'ont qu'une oreillette. Le cœur des Céphalopodes s'intègre dans un système clos où la pression sanguine demeure élevée et qui est tel que tout le sang est oxygéné au départ de l'oreillette. En outre, le sang est propulsé vers les branchies par des cœurs branchiaux.

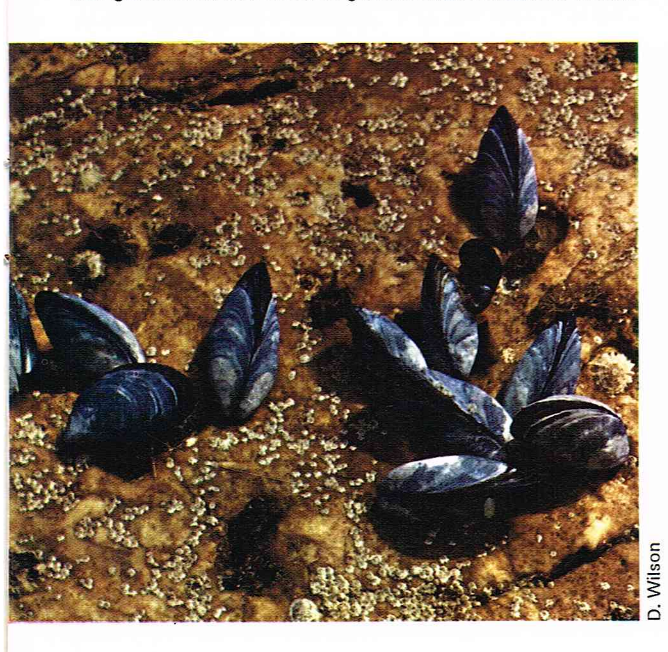
Expérimentalement, on a prouvé l'existence d'un pacemaker localisé à l'origine de l'aorte, qui assure la contraction, et d'une région auriculaire à fonction inhibitrice antagoniste. Chez les huîtres au contraire, le pacemaker occuperait principalement une région auriculaire.

La *fonction respiratoire* s'exerce principalement par les branchies chez les formes aquatiques et par un « poumon » chez les Gastéropodes Pulmonés; cependant, dans maintes espèces marines, il n'existe pas de branchies et force est d'admettre que la respiration s'effectue par le tégument. La respiration tégumentaire est cependant évidente même quand des organes spécialisés sont présents. Les branchies typiques disparaissent parfois et des branchies secondaires tout autrement conformées s'y substituent, en particulier chez de nombreux Gastéropodes Opisthobranches. D'autres représentants de ce même groupe ont le corps hérissé de papilles à grande surface qui doivent suppléer à l'absence de branchies.

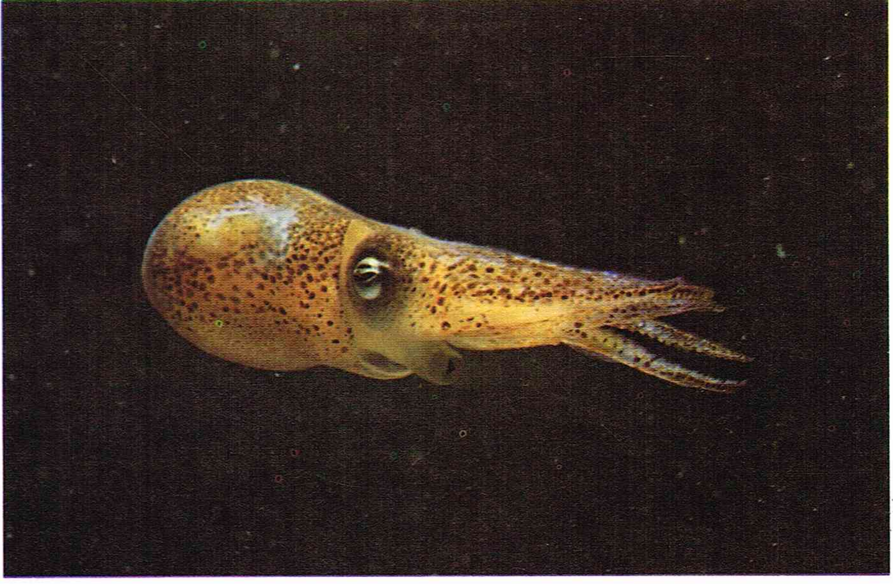
Dans les formes aquatiques, il est essentiel que les branchies baignent dans une eau pure et constamment

◀ ***Chez les Mollusques, les modes de locomotion, très variés, sont en rapport avec la conformation du pied; ce Gastéropode terrestre rampe grâce à sa sole pédieuse.***

▼ ***Les Bivalves peuvent pratiquer l'enfouissement grâce à des variations de volume de leur pied, ou encore peuvent se déplacer en refermant brusquement leurs valves;* Mytilus, *la moule, se fixe par son byssus, une sécrétion de la glande byssogène.***
Les Céphalopodes Décapodes peuvent effectuer des déplacements rapides en expulsant par leur entonnoir l'eau de la cavité palléale.



D. Wilson



G. Mazza

▶ *Chez les Gastéropodes Pulmonés, la respiration s'effectue grâce à une cavité pulmonaire s'ouvrant à l'extérieur par le pneumostome, orifice bien visible sur cette photo de limace.*


S. Lombardi

renouvelée. La ciliature du manteau, celle des branchies, mais aussi la musculature créent en permanence des courants respiratoires qui, en particulier chez les Bivalves où l'eau ambiante est acheminée dans la cavité palléale par une ouverture de celle-ci ou par un siphon inhalant parfois fort long, sont aussi des courants alimentaires, car ils entraînent sur les branchies, et de là sur les palpes et vers la bouche, des Diatomées et des Protistes qui sont ingérés.

La mise en œuvre des courants respiratoires est d'une surprenante perfection et en ce sens la cavité palléale, où s'effectue une séparation de l'eau respiratoire, de l'eau polluée par les déchets du métabolisme, et de celle qui a déjà baigné les branchies, se révèle d'une importance vitale pour les Mollusques. Cette cavité augmente et diminue de volume rythmiquement surtout chez les Céphalopodes, ce qui assure une oxygénation importante du sang au niveau des branchies.

Dans le cas des Gastéropodes Pulmonés terrestres, la ventilation pulmonaire est contrôlée par le pneumostome, ou orifice pulmonaire, qui peut rester clos durant d'assez longues périodes. Plusieurs lymnées et planorbes, Pulmonés adaptés à l'eau douce, ont un « poumon aquatique » apte à fonctionner comme une branchie.

Les *processus de filtration* de l'urine se produisent vraisemblablement au niveau du péricarde; puis au niveau des reins ont lieu la sécrétion et la réabsorption. La réabsorption limite la perte d'eau, mais aussi celle des sels, des glucides, des amino-acides et d'ions spécifiques. Le rein des Gastéropodes Pulmonés, toujours unique, localisé près du péricarde, montre nettement sa fonction excrétrice, en particulier au cours de l'hibernation. L'urine des Mollusques aquatiques se charge de composés ammoniacaux (ammonotélie), celle des Gastéropodes terrestres est riche en acide urique (uricotélie). Chez les larves, où les reins ne sont pas encore différenciés, la fonction excrétrice s'exerce parfois par des protonéphridies à solénocytes ou par des protonéphridies dépourvues de cils et de flagelles.

Physiologie nerveuse. La comparaison de l'organisation du système nerveux dans les différentes classes de Mollusques est particulièrement étonnante car ce système apparemment presque dépourvu de centres nerveux individualisés chez une partie des Aculifères devient assez graduellement d'une grande perfection; chez les Céphalopodes, il n'est pas exagéré de parler d'un véritable cerveau. On observe effectivement en premier lieu l'apparition de centres nerveux dispersés, puis une tendance de ces centres à se grouper au-dessus de l'œsophage (céphalisation). Ces centres peu distants les uns des autres ou accolés fusionnent chez certains Gastéropodes (cérébralisation); enfin la télencéphalisation se réalise par constitution d'un centre d'une haute complexité (Céphalopodes).

L'absence de métamérisation chez les Mollusques a pour conséquence la participation des centres nerveux aux réflexes complexes, alors que chez les Arthropodes, du fait de la répartition segmentaire des ganglions nerveux, les mouvements réflexes ne font pas intervenir le cerveau.

Il existe aussi chez les Mollusques des ganglions isolés répartis de place en place le long de l'anse nerveuse, qui fonctionnent comme des centres réflexes locaux exerçant un contrôle sur des territoires restreints. On sait aussi que les ganglions cérébraux, pédieux, pleuraux et viscéraux sont le siège d'une activité neurosécrétoire dont les variations concordent avec les phases du cycle sexuel.

Les nerfs des Mollusques constituent un matériel d'étude de choix. Les neurones géants de calmars, en particulier, se prêtent admirablement à l'expérimentation. L'influx nerveux chez les Mollusques se propage à des vitesses qui varient selon les espèces, selon le diamètre des nerfs, en fonction aussi de la température. Sa vitesse de propagation, de 5 cm/s pour le nerf intestinal de l'escargot, s'élève à 7 m/s dans certains nerfs de la seiche de 200 μ de diamètre et à 35 m/s dans les fibres nerveuses de calmars de 400 μ de diamètre. Les ganglions cérébraux sont surtout des centres coordinateurs des mouvements du cœur et de l'activité respiratoire mais, en liaison avec les ganglions pédieux, ils gouvernent l'activité locomotrice. Les ganglions viscéraux, par contre, innervent les organes contenus dans la masse viscérale. Le rythme de clôture des valves et des siphons des Lamellibranches répond à des nécessités alimentaires et respiratoires qui relèvent de centres secondaires, mais aussi des ganglions cérébroïdes.

Le degré de perfection du « cerveau » atteint son maximum chez les Céphalopodes qui sont capables d'apprentissage, si l'on en juge par les très nombreuses expériences effectuées sur les pieuvres *(Octopus)*. Ces Animaux, après avoir été entraînés, sont capables de discerner des couleurs et des formes, et ils réagissent rapidement, avec une grande précision, à des stimulations tactiles. Par des interventions effectuées au niveau des différentes parties du cerveau, il a été possible de reconnaître un certain nombre de centres en rapport avec diverses facultés.

Physiologie sensorielle. Dans ce domaine aussi les Céphalopodes occupent une place privilégiée en raison de la perfection de leurs appareils sensoriels et en tout premier lieu de leurs organes photorécepteurs. Ces derniers n'ont pas été reconnus chez les Monoplacophores, les Solénogastres et les Caudofoveata. Par contre, les Placophores en possèdent un type très particulier sous la forme de petits organes, les esthètes, inclus dans la paroi dorsale des plaques calcaires. Ces esthètes consistent en papilles ectodermiques contenant des cellules sensorielles en relation avec des filets nerveux palléaux qui traversent les plaques dorsales. On y reconnaît parfois un cristallin, un corps vitré, une rétine et une gaine pigmentée. Le nombre de ces organes peut atteindre quelques milliers, mais leur rôle dans la vie des Chitons a été discuté et l'on a reconnu la propriété photoréceptrice du tégument de la ceinture, ou portion supérieure des Animaux non recouverte par les plaques.

Les Gastéropodes possèdent des photorécepteurs bien définis dans l'ensemble, et qui manquent rarement (ianthine, parasites). Ces yeux toujours localisés à la région céphalique consistent en vésicules à fond tapissé d'une couche de cellules rétiniennes; mais les vésicules elles-mêmes sont ouvertes vers l'extérieur (*Haliotis*, fissurelle, patelle) et remplies d'une masse de sécrétion qui joue probablement le rôle de cristallin, ou closes et plus ou moins perfectionnées.

Souvent portés par des tentacules, les yeux des Gastéropodes supérieurs, subsphériques, sont bien caractérisés par une assise de cellules rétiniennes disposées en une cupule qui contient un cristallin et un corps vitré. En face de ces yeux, le tégument forme une cornée transparente doublée vers l'extérieur d'une couche conjonctive de cellules transparentes, très réfringentes. Un étonnant phénomène de compensation s'observe chez les Bivalves où les formations céphaliques font défaut. Car, en dehors de quelques exceptions où des Bivalves possèdent des yeux « céphaliques » (quelques Mytilidés, *Avicula*, *Malleus*), des yeux se localisent au bord du manteau ou sur les siphons, au moins chez quelques espèces. La structure de ces organes varie quelque peu, mais elle devient fort complexe chez les Pectinacés et chez les Limidés. *Pecten irradians* en possède une centaine d'environ 1 mm de diamètre.

La fonction visuelle aide vraisemblablement à l'orientation des Gastéropodes. Chez les Bivalves, sensibles à un obscurcissement brusque, elle interviendrait aussi pour conditionner les positions les plus favorables à l'enfouis-

K. Ross - Jacana

sement, pour contrôler l'ouverture et la fermeture des siphons. Il est du reste vraisemblable que la majeure partie du tégument de bien des Mollusques est apte à percevoir des stimulations lumineuses.

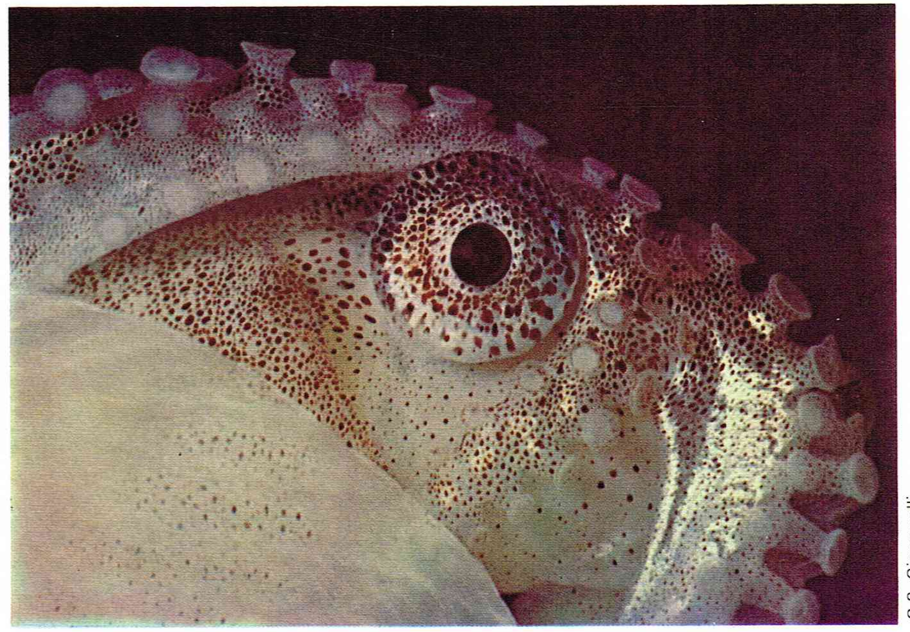
Parmi les Céphalopodes, le nautile est bien celui qui possède les yeux les plus simples. Ces organes de bonne taille ne sont que des vésicules ouvertes par une pupille et à fond occupé par la rétine. L'œil des autres Céphalopodes a une constitution voisine de celui des Mammifères avec cornée, iris, cristallin et forte densité des éléments rétiniens. La question de savoir s'il accommode effectivement dans les conditions naturelles ne semble pas avoir reçu de réponse satisfaisante, bien qu'on ait montré sur des yeux excisés que le cristallin, sphère dure, peut être déplacé vers l'intérieur par action des muscles ciliaires, ou vers l'extérieur, par contraction des muscles de la vésicule oculaire. Quant à la pupille, elle répond normalement aux stimulations lumineuses par ouverture ou par fermeture.

Un important chapitre de la physiologie sensorielle se rapporte aux variations de la teinte des Céphalopodes et à la production de lumière par certaines espèces. L'état clair ou sombre du tégument de ces Animaux est directement placé sous l'influence de stimulations des organes optiques. Le contrôle des photophores, par contre, moins connu, relève sans doute à un moindre degré des stimulations visuelles.

Les stimulations mécaniques affectent les statocystes, petites vésicules closes souvent bordées intérieurement de cils, dans lesquelles se trouvent une ou plusieurs concrétions, des récepteurs tactiles répartis en plusieurs points du tégument et des propriocepteurs, sensibles aux contractions musculaires et aux changements de position de la coquille.

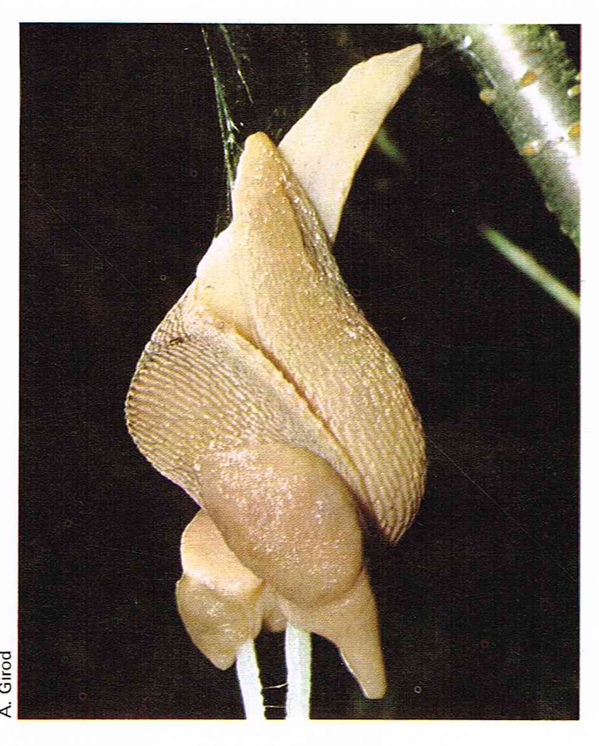
▲ *Coquille Saint-Jacques* (Pecten maximus) *entrouverte montrant le bord du manteau portant des tentacules et des yeux.*

▼ *Chez les Céphalopodes autres que le nautile, l'œil a une constitution voisine de celle des Mammifères ; ici, un œil d'*Argonauta argo.



G.S. Giacomelli

▶ *Accouplement de limaces; chez les Gastéropodes Pulmonés, l'hermaphrodisme est de rigueur, alors qu'il est sporadique chez les Bivalves et rare chez les Caudofoveata et les Placophores; les sexes sont toujours séparés chez les Céphalopodes.*



A. Girod

Les tentacules et les rhinophores sont des organes tactiles très sensibles.

On ne saurait douter de l'existence d'organes chimiorécepteurs de différents types chez les Mollusques. Plusieurs d'entre eux sont connus en détail. Toutefois, il est encore très difficile d'opérer une distinction physiologique entre les organes gustatifs et olfactifs; aussi préfère-t-on nommer la gustation « chimioréception de contact » et l'olfaction « chimioréception à distance ».

Les tentacules céphaliques, les rhinophores, les siphons et l'organe subradulaire se rapportent au premier type, l'osphradie au second. Tous ces organes sont richement innervés, mais l'osphradie manque, notamment chez les Pulmonés terrestres, où cependant l'olfaction a été reconnue. En réalité, le bord du manteau et les parois du pied sont sensibles à diverses substances chimiques et aux variations de la salinité. Il semble que les siphons soient très sensibles aux « substances d'accouplement » de même qu'aux sécrétions des prédateurs; en ce cas joue le réflexe de fuite.

Reproduction. De tous les groupes animaux, celui des Mollusques est l'un des plus diversifiés — sinon le plus diversifié — quant à l'expression de la sexualité. Les formes gonochoriques, c'est-à-dire à sexes séparés, sont très fréquentes, mais l'hermaphrodisme a un caractère de généralité dans certaines classes (Solénogastres, Pulmonés et Opisthobranches) alors qu'il demeure sporadique dans le groupe des Bivalves et rare chez les Caudofoveata et même les Placophores.

Le dimorphisme sexuel n'est bien évident que chez l'argonaute et chez quelques Gastéropodes parasites. Dans ces deux groupes, le mâle est d'une taille bien inférieure à celle de la femelle, au point que chez les Gastéropodes parasites, où il est fort réduit, on le qualifie de mâle pygmée. Le dimorphisme sexuel porte parfois sur la coquille, la radula et les tentacules (Viviparidés) ; *Viviparus* et les formes apparentées possèdent en effet deux tentacules différents dans le sexe mâle, le tentacule droit étant modifié en pénis.

L'hermaphrodisme, évident chez les Pulmonés et les Opisthobranches où la gonade contient simultanément des éléments germinaux des deux sexes, est parfois fort difficile à déceler, en particulier lorsqu'il est « successif ». En ce cas, la gonade ne contient en général à son apparition que des éléments mâles, puis les individus ne forment plus que des gamètes femelles. On connaît aussi des exemples où cette alternance des sexes se répète plusieurs fois au cours de l'existence, au moins chez certains individus. Il en résulte (huîtres, tarets) qu'une population peut contenir des individus chez lesquels le sexe est fixé définitivement lors de l'apparition de la gonade, des individus où l'alternance des sexes est simple (stade mâle, puis stade femelle définitif ou inversement) et des spécimens capables de changer de sexe plusieurs fois au cours de leur existence, cela selon un rythme variable, une ou deux fois par an.

La fécondation résulte soit du rejet en mer des produits génitaux parvenus à maturité, soit d'un accouplement qui peut concerner en quelques cas plusieurs individus. Dans la première éventualité au moins, celle de la fécondation externe, il n'est pas douteux que des gamones, substances capables d'induire la ponte des ovules ou l'éjaculation du sperme, favorisent l'union des gamètes. Chez les Céphalopodes les plus accessibles à l'observation, le bras hectocotyle assure le transfert des spermatozoïdes du mâle enclos dans des capsules très complexes, ou spermatophores, à la cavité palléale de la femelle. La fécondation est nécessairement interne chez tous les Mollusques terrestres; elle l'est aussi cependant dans un grand nombre de Gastéropodes marins ou d'eau douce.

Les gamètes femelles, plus ou moins chargés de vitellus, n'acquièrent d'assez grandes dimensions que chez les Céphalopodes et chez quelques Pulmonés. Quant aux spermatozoïdes, s'ils appartiennent à un type primitif dans les formes inférieures, leurs très grandes variations morphologiques se montrent en rapport avec l'évolution subie par les différents groupes. Un dimorphisme spermien particulièrement net se voit dans de nombreuses familles de Gastéropodes Prosobranches. Le sperme de ces derniers contient en effet des spermatozoïdes typiques ou normaux et d'autres, atypiques, à chromatine rare ou absente. Ces derniers, ou spermatozeugmata, dont la signification reste mystérieuse, ont une évolution parfois étonnante, car, démesurément agrandis, ils se chargent de très nombreux éléments typiques qui s'y fixent et se font véhiculer par eux. On incline à leur attribuer une fonction nourricière.

L'autofécondation demeure rare; on ne la connaît que chez certains Pulmonés d'eau douce. La parthénogenèse ne serait guère plus fréquente.

Les œufs fécondés se développent librement en mer, mais ils sont plus fréquemment déposés dans des oothèques ou inclus dans des cordons de consistance gélatineuse. Ils sont déposés isolément en terre lorsqu'il s'agit de Mollusques terrestres ou sur des Algues (seiches).

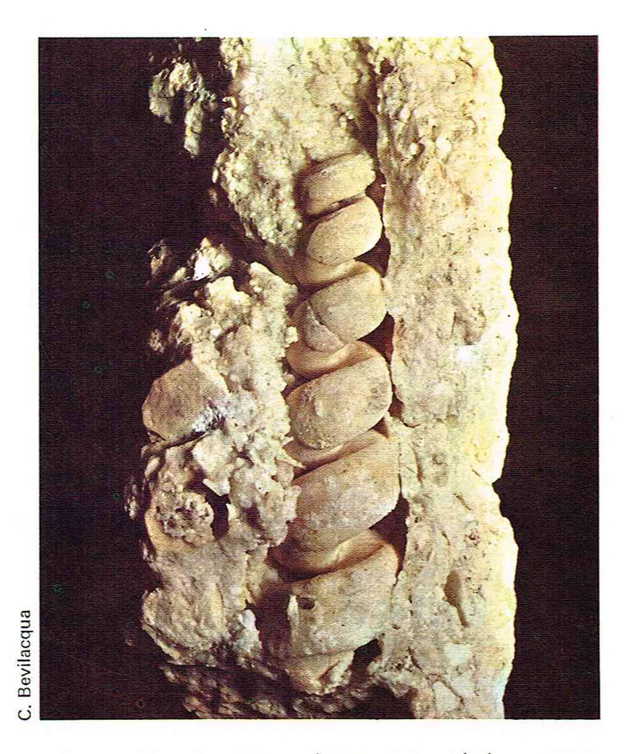
Plusieurs Bivalves (Unionidés) et quelques Gastéropodes incubent leurs œufs. A cette fin, les premiers utilisent leurs branchies, les seconds conservent leurs œufs dans l'utérus jusqu'à l'éclosion des jeunes.

Développement. La connaissance du développement des Mollusques est d'un très grand intérêt, car, d'une part, la comparaison des processus ontogénétiques devrait permettre d'établir au sein du groupe les rapports de parenté des classes, ce qui pourrait fournir d'utiles renseignements sur leur origine, et, d'autre part, elle contribuerait à fixer les liens de parenté des Mollusques, des Annélides et même des Arthropodes.



A. Margiocco

▶ *A l'intérieur de ces œufs de limaces, on peut apercevoir les embryons.*



C. Bevilacqua

◀ *Les coquilles fossilisées des Mollusques ont permis de constater que leur diversification s'est accomplie au Silurien; ce fossile de* **Turritella cathedralis** *date du Miocène.*

On sait que la segmentation de type spiral est propre aux Annélides et aux Mollusques; en outre il est d'usage de considérer que la larve des Mollusques n'est qu'une trochophore comparable à celle des Annélides. De belles études incitent à croire qu'il en est bien ainsi, au moins dans quelques cas typiques, mais, comme le souligne Salvini-Plawen (1969), n'a-t-on pas eu tendance à exagérer les homologies? La « larve souche » des Mollusques primitifs présente des caractères particuliers dont la modification, par convergence, aurait pu conduire au type trochophore des Annélides. Le problème est posé; mais, quoi qu'il en soit, les processus de la segmentation, à eux seuls, permettent de conclure à une parenté des deux groupes. On ne saurait en déduire que les processus ontogénétiques se déroulent selon le même schéma dans toutes les classes de Mollusques, et il convient de remarquer que la teneur très variable des œufs en vitellus introduit un sérieux élément de complication.

Par malchance, le développement des Aculifères demeure mal connu; or, c'est dans cet ensemble, ainsi que dans le groupe des Scaphopodes et dans les formes inférieures des Gastéropodes Prosobranches, que les comparaisons sont les plus fructueuses.

L'embryon des Gastéropodes marins et aussi celui des Bivalves évoluent en une larve dite « véligère », car elle développe un velum parfois très ample qui provient du segment antérieur ou prototrochal de la trochophore prise comme référence. Le velum favorise beaucoup la nage par sa surface et par la puissante ciliature qui est implantée sur son bord. Mais c'est aussi un organe de capture des aliments, car une gouttière périphérique ciliée conduit vers la bouche des Diatomées et des micro-organismes qui sont aisément ingérés.

Ce n'est du reste pas toujours une larve véligère qui est libérée à l'éclosion, car en bien des cas le velum, toujours transitoire, disparaît auparavant et l'éclosion se fait au « stade rampant », avec escamotage du stade larvaire pélagique. Cette éventualité se produit en particulier lorsque dans l'oothèque existent des œufs nourriciers qui servent d'aliments aux larves. En fait, de nombreux intermédiaires existent entre la larve de type trochophore qui tournoie un certain temps en eau libre, la véligère univalve ou bivalve qui nage plus ou moins longtemps et le jeune Mollusque qui, à l'éclosion, ne montre plus de caractères larvaires. Peu apparente et très graduée dans ce dernier cas, la métamorphose implique quelquefois des transformations tout à fait spectaculaires et assez rapides. Il n'en est pas ainsi dans le groupe des Céphalopodes où le développement est très progressif. Enfin, chez les formes terrestres, le développement se déroule avec d'autres particularités.

Mollusques fossiles

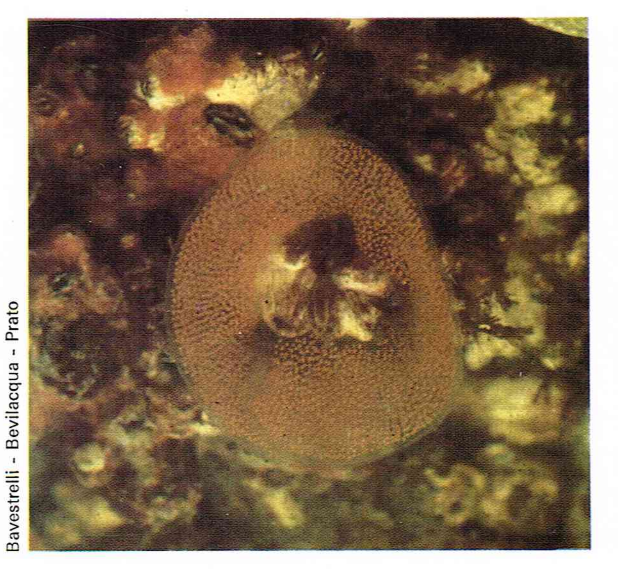
Si l'on excepte les deux classes des Caudofoveata et des Solénogastres dont les restes anciens ne sont pas conservés, on constate que la diversification des Mollusques était accomplie au plus tard au Silurien. Dès le Cambrien inférieur existaient les deux classes des Tryblidiidés et des Gastéropodes. Au Cambrien supérieur vivaient des Bivalves et des Céphalopodes et ce n'est que dans les couches siluriennes qu'ont été trouvés les Polyplacophores et les Scaphopodes.

L'histoire des Gastéropodes est encore énigmatique car les documents paléontologiques ne permettent ni d'en éclaircir l'origine, ni d'établir les relations qu'ils peuvent avoir entre eux et avec les Tryblidiidés. La coexistence de trois types d'Univalves au Cambrien, Tryblidiidés, Bellérophontidés et Gastéropodes, indique déjà des tendances évolutives assez précises. Les Tryblidiidés, représentés encore par *Neopilina* dont on connaît six espèces vivantes, possèdent une coquille sur l'intérieur de laquelle se voient des paires d'insertions musculaires, et cela, joint à d'autres caractères, fait de ce groupe un ensemble de formes où semblent exister des indices de métamérisation. Cependant, si l'on se réfère à *Neopilina,* il se peut qu'il s'agisse là d'une pseudo-métamérisation qui, pourtant, à première vue, semble confirmée par l'étude de l'organisation générale du corps. En outre, sur ces formes déjà distinctes de Gastéropodes, la torsion n'a pas eu prise.

Les Bellérophontidés font figure d'ancêtres prétorsionnels des Gastéropodes car leur coquille s'enroule en une spirale plate qui témoigne d'une symétrie totale par rapport à un plan vertical passant par la tête et l'extrémité postérieure. C'est en fait à de tels Animaux que l'on peut rapporter le modèle théorique établi pour l'ancêtre des Gastéropodes. L'organisme n'a encore subi aucune « torsion », mais par contre il a été affecté par une flexure endogastrique. *Helcionella,* du Cambrien inférieur, *Cyrtonella,* du Dévonien supérieur, *Sinuites,* connu de l'Ordovicien au Carbonifère, sont les types les plus connus. Ils sont aussi très proches des Tryblidiidés. *Cyrtonella,* par exemple, isopleure, c'est-à-dire enroulé dans un plan comme un *Bellerophon,* possède trois paires d'insertions musculaires.

Le plus ancien Gastéropode connu pourrait être *Pelagiella,* du Cambrien inférieur. C'est une forme déjà modifiée par la torsion; mais il pourrait aussi s'agir d'une forme larvaire de Tryblidiidé. Les affinités entre les Bellérophontidés et les Tryblidiidés sont telles que ces Mollusques forment un groupe individualisé, celui des Amphigastropodes.

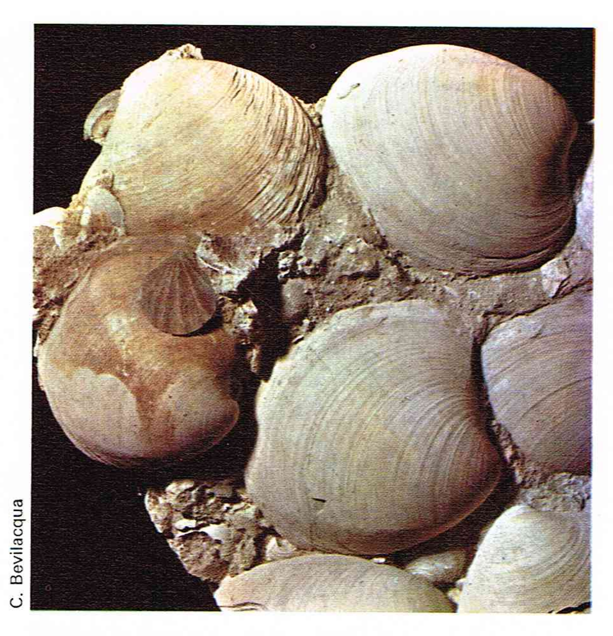
Les Gastéropodes cambriens ne possèdent qu'une coquille patelliforme plus ou moins enroulée. La fin du Primaire semble avoir constitué une période de crise, mais dès le Trias la spéciation s'est accélérée. Les plus anciens Bivalves reconnus en toute certitude sont d'âge silurien et l'on y a distingué quatre genres dans lesquels



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

◀ *Œufs de Gastéropodes inclus dans une ponte gélatineuse.*

▶ **Arctica islandica,** ***Bivalve fossile de l'ère quaternaire.***



C. Bevilacqua

les dents de la charnière, nombreuses, sont de type *taxodonte* et se disposent de deux façons différentes, selon le mode cténodonte et le mode actinodonte. Le mode *cténodonte* a peu varié jusqu'à nos jours ; c'est celui que montrent encore les nucules. La charnière *actinodonte* par contre s'est beaucoup diversifiée et c'est d'elle que dérive la grande majorité des formes actuelles. Cette diversification de la charnière était pratiquement terminée à la fin du Primaire, comme l'atteste déjà l'existence de lignées bien caractérisées qui devaient soit se développer, soit s'éteindre plus ou moins brièvement. L'une de ces lignées fut à l'origine de formes demeurées longtemps énigmatiques, les Rudistes, à valves subégales ou très dissemblables, qui vivaient libres ou fixés par l'une des valves. Les Rudistes aux formes parfois extravagantes se sont épanouis au Crétacé, mais plusieurs de leurs représentants étaient localisés dans des régions bien délimitées.

Si la branche cténodonte s'est cantonnée aux océans, il n'en a pas été de même de la branche actinodonte dont certains descendants se sont adaptés aux eaux saumâtres et douces.

▼ ***Un fossile d'Ammonite ; ce groupe de Céphalopodes s'est éteint au Crétacé supérieur.***



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

L'évolution des Céphalopodes au cours des temps géologiques est particulièrement intéressante à suivre en raison de l'épanouissement spectaculaire de quelques lignées. Vers le Cambrien moyen ont vécu les premiers Nautiloïdés. Ces Animaux ont laissé de nombreux fossiles sous la forme de coquilles droites ou enroulées en spirale qui présentaient des cloisons concaves vers l'ouverture, traversées par un siphon. Mais après le Crétacé, le déclin de ce groupe fut rapide au point qu'un seul genre, vraisemblablement l'ancêtre du nautile actuel, subsista.

Les Ammonites semblent avoir dérivé des Nautiloïdés ; leurs formes les plus archaïques, les clyménies, s'en rapprochent par plusieurs caractères. A ces Céphalopodes Tétrabranchiés s'ajoute dès le début du Secondaire un groupe d'Animaux d'aspect bien différent, comparable à celui des calmars actuels, le groupe des Bélemnites, à coquille interne partagée en rostre, portion en forme de cigare, phragmocône cloisonné et prolongement dorsal fragile, ou pro-ostracum.

Le test des Céphalopodes fossiles se prête bien à l'étude de la phylogénie du groupe ; en outre, ces Animaux à répartition parfois très étendue sont d'un grand intérêt paléontologique.

SYSTÉMATIQUE

Dans ses travaux sur les groupes inférieurs de Mollusques, Salvini-Plawen (1969, 1972), après avoir extrait les Caudofoveata de la classe des Solénogastres et rapporté la classe des Monoplacophora à celle des Tryblidiida, fournit un intéressant tableau de la phylogénie des Mollusques telle qu'il la conçoit. Selon cet auteur, les Aculifera se sont individualisés avant que soit atteint le stade Conchifera, et dans l'ordre suivant : Caudofoveata, Solénogastres, Placophora. Quant aux Conchifera, ils doivent résulter de l'apparition de rameaux ayant fourni les Tryblidiida et Gastropoda, les Bivalvia, les Scaphopoda et les Cephalopoda. C'est ce même ordre qui sera suivi ici.

CAUDOFOVEATA

Le corps de ces Animaux, vermiforme, long de 3 mm à 14 cm, est revêtu d'un manteau continu à fine cuticule, armée de spicules calcaires. La bouche, antérieure, s'ouvre dans une encoche du bouclier buccal, plaque cuticulaire dépourvue de spicules. L'extrémité postérieure du corps se déprime en cloche et laisse émerger deux cténidies bipectinées que six paires de muscles peuvent rétracter.

Appareil digestif. Le pharynx porte un appareil radulaire à dents fortes ou polymorphes placé en avant de glandes œsophagiennes. Dans l'intestin moyen s'ouvre un long cæcum ventral que sa structure permet d'interpréter comme une glande digestive. L'intestin ne forme parfois d'évaginations que dans la partie antérieure du corps.

Le système nerveux comporte un complexe cérébral, plusieurs ganglions précérébraux, une paire de longs cordons nerveux ventraux à laquelle viennent s'unir deux cordons latéraux. Les commissures et connectifs qui relient ces cordons se localisent à la portion antérieure du corps. Les yeux et les statocystes manquent, mais le bouclier buccal représente un organe sensoriel.

Appareil reproducteur. Les sexes sont séparés et les gonades fusionnées en une seule masse. Les œufs sont évacués par le péricarde et les cœlomoductes, mais leur développement n'est pas connu.

Les Caudofoveata comprennent six genres dont *Chaetoderma, Limifossor, Falcidens* et cinquante-cinq espèces. Ils habitent la vase et sont cosmopolites.

SOLÉNOGASTRES

A la différence des Caudofoveata, les Solénogastres au corps allongé, arrondi, couvert de spicules polymorphes, présentent un sillon abdominal longitudinal où font saillie des plis longitudinaux de nature pédieuse

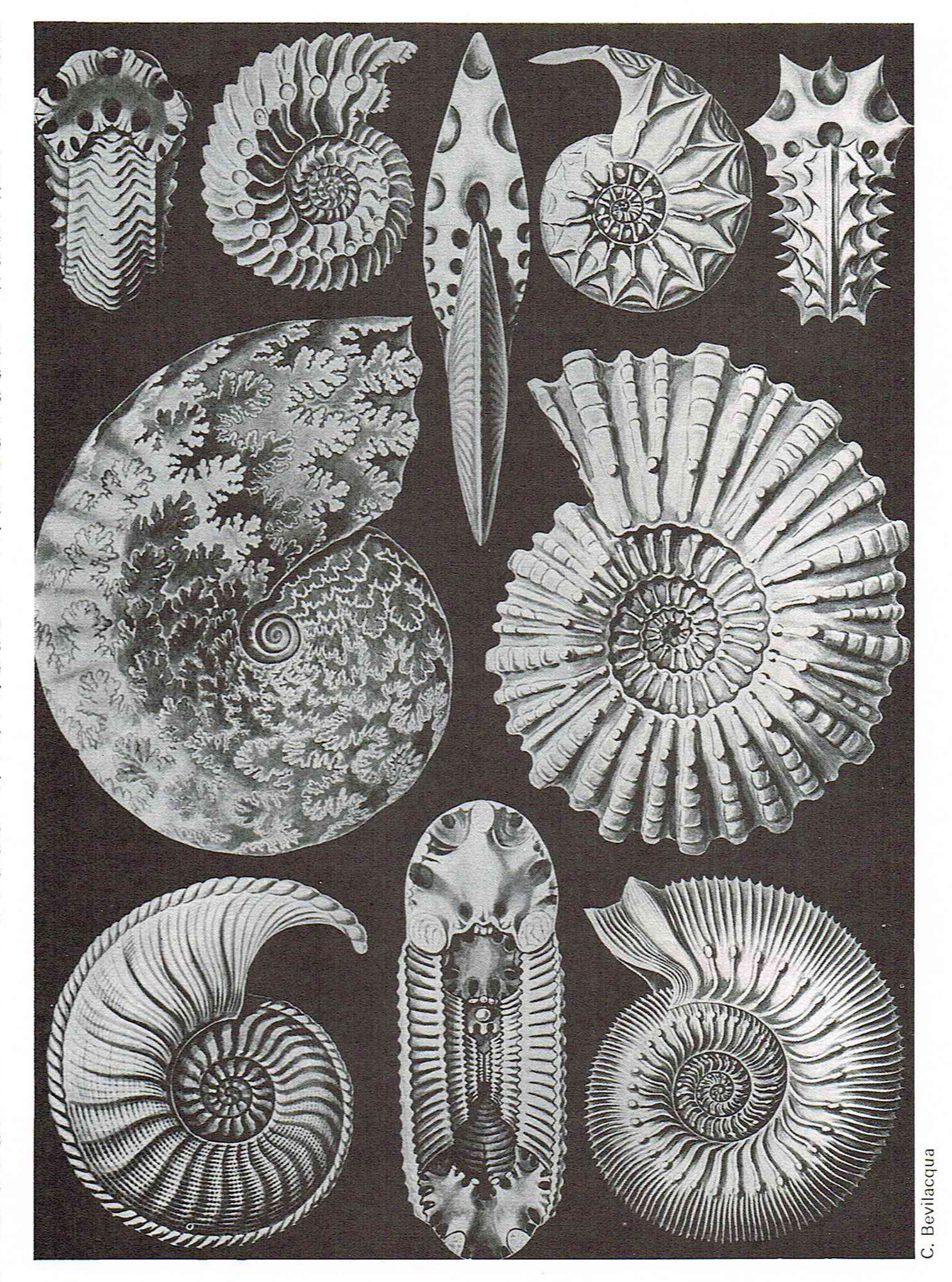
et ils n'ont ni bouclier buccal, ni cténidies. La cavité palléale est en partie représentée par la cavité anale subterminale, pourvue ou non de plissements ou de lamelles et en partie aussi par une fraction du sillon abdominal.

Appareil digestif. La bouche, antérieure et ventrale, s'ouvre au fond d'un atrium garni de cils sensoriels. La radula porte des dents de divers types qui peuvent manquer. L'œsophage, où débouchent des glandes œsophagiennes, précède l'intestin moyen bien caractérisé par une succession régulière de paires de diverticules latéraux entre lesquels passent autant de faisceaux musculaires dorso-ventraux.

Le système nerveux comprend un cerveau formé de deux ganglions cérébroïdes fusionnés, reliés à des ganglions ventraux, et buccaux, et deux paires de troncs longitudinaux, l'une ventrale, l'autre latérale. Sur ces chaînes nerveuses des ganglions plus ou moins régulièrement espacés sont unis entre eux par des connectifs et par des commissures, l'ensemble évoquant une échelle de corde. Les cordons ventraux et les cordons longitudinaux restent séparés sur toute leur longueur. Les principaux organes sensoriels sont représentés par l'atrium et par une fossette sensorielle dorsale, subterminale.

Appareil reproducteur. Les Solénogastres sont hermaphrodites; leurs produits génitaux sont évacués par le péricarde et les cœlomoductes. La fécondation, très probablement croisée, est favorisée par la présence de réceptacles séminaux. L'appareil copulateur peut former une grosse papille à sacs garnis de stylets copulateurs. Les rares larves connues sont d'un type particulier, leur corps étant recouvert comme par une cloche d'une enveloppe épithéliale. La larve d'*Epimenia verrucosa* par contre est de type trochophorien.

Les Solénogastres, dont on connaît cent dix espèces réparties en cinquante genres, vivent surtout sur des Cnidaires dont ils semblent brouter les tissus et sur des zostères. *Lepidomenia, Nematomenia, Dondersia, Neomenia, Pruvotina, Hypomenia, Strophomenia* sont quelques-uns des genres connus de Méditerranée.



C. Bevilacqua

▲ ***Planche de Haeckel représentant des coquilles d'Ammonites aux ornementations très diverses.***

PLACOPHORES OU POLYPLACOPHORES

Les Placophores, ou « Chitons », à corps en général assez aplati dorso-ventralement, à sole pédieuse très développée, sont les seuls Mollusques protégés par une armure de huit plaques successives, articulées entre elles de telle façon que le corps peut s'enrouler sur lui-même. Ces plaques s'insèrent latéralement sur la ceinture, repli palléal muni d'écailles, spicules ou soies chitineuses.

La tête, peu distincte, est séparée du pied par un sillon transversal. Au plafond de la cavité palléale, qui est représentée par la dépression qui sépare la tête et le pied de la ceinture, s'insère un nombre plus ou moins grand de branchies. L'anus s'ouvre en arrière du pied.

Les *lorica*, ou plaques dorsales, fortement calcifiées, ont une constitution complexe. La plaque antérieure a, comme la postérieure, un contour semi-circulaire; les six plaques intermédiaires et la dernière portent des lames suturales saillantes. De l'extérieur, on ne voit des plaques que la zone du *tegmentum*, couche qui est recouverte de périostracum; les lames sont en fait insérées dans le manteau. Sur la ceinture, des cellules isolées ou en groupes élaborent des spicules, articulés ou non, ou des écailles calcaires dont la hampe chitineuse peut, seule, subsister et fournir des soies longues et souples. De la musculature complexe on retiendra surtout l'existence de seize paires de muscles dorso-ventraux, chiffre qui indique une tendance à la concentration des faisceaux qui, nombreux chez les Solénogastres, finissent par se réduire à un seul faisceau chez les Gastéropodes.

Appareil respiratoire. Les branchies, par paires et nombreuses, ne sont, en dépit de bien des discussions, que des néoformations; elles n'indiquent nullement l'existence d'une métamérisation. Sous leur influence s'établit de l'avant vers l'arrière un courant respiratoire souvent contrôlé par des osphradies situées vers l'anus.

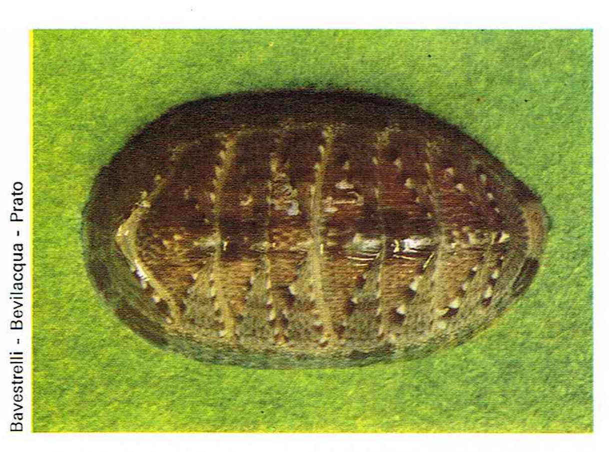
L'appareil digestif débute à la bouche portée par le disque buccal et s'ouvre dans une cavité buccale où débouchent des glandes salivaires. L'appareil radulaire comporte un *odontophore* massif supportant une radula avec plusieurs rangées de dix-sept dents. Sous l'odontophore un diverticule porte à son plafond un organe subradulaire. Au-dessus du sac radulaire débute l'œsophage où parviennent les conduits de deux volumineuses



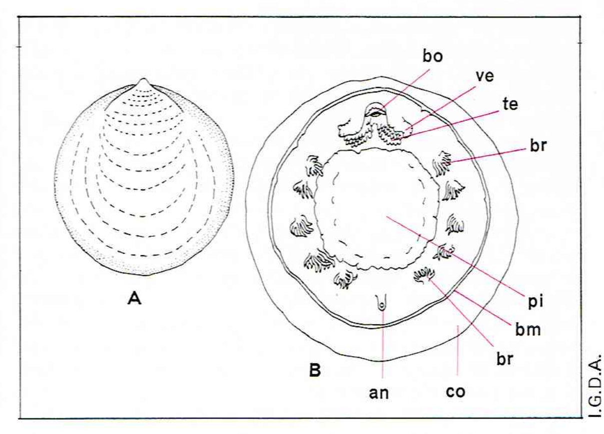
G S. Giacomelli

◀ **Neomenia sp.,** ***un Mollusque Solénogastre de la mer Méditerranée.***

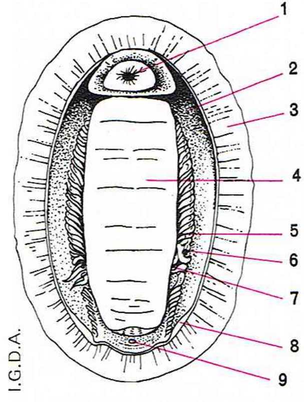
▶ *A gauche,* **Chiton olivaceus,** *un Polyplacophore ; les plaques articulées recouvrant le corps sont bien visibles. A droite, un Mollusque Tryblidiida : A, coquille vue par sa face dorsale ; B, vue par sa face ventrale ; bo, bouche ; ve, velum ; te, tentacules ; br, branchies ; pi, pied ; bm, bord du manteau ; co, coquille ; an, anus.*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



I.G.D.A.



I.G.D.A.

I.G.D.A.

▲ *En haut,* **Chiton tuberculatus,** *un Mollusque Polyplacophore vu par sa face ventrale : 1, bouche ; 2, cavité palléale ; 3, ceinture ; 4, pied ; 5, cténidie ; 6, orifice génital ; 7, orifice excréteur ; 8, lobe postérieur formé d'un repli palléal ; 9, anus. En bas, appareil digestif d'un Polyplacophore : gb, glande buccale ; ph, pharynx ; gs, glande à sucre ; oe, œsophage ; gd, glande digestive ; in, intestin ; an, anus.*

glandes à sucre. L'estomac, tubuleux, piriforme ou bien fusiforme, est volumineux chez *Lepidopleurus* et marqué de fortes dépressions chez *Chiton*. Il est en relation avec une glande digestive paire et asymétrique. L'intestin se distingue par sa longueur et par la disposition des anses, parfois nombreuses, qu'il décrit.

L'appareil circulatoire reste de type primitif. Le sang quitte le cœur, qui est logé dans le péricarde, par une aorte antérieure qui débouche dans des pseudo-vaisseaux ou des lacunes. Après s'être hématosé dans les branchies il revient au cœur par des veines branchiales.

L'appareil excréteur est constitué par deux reins symétriques, formés de longs tubes ouverts dans le péricarde. Ces tubes où se distinguent plusieurs portions successives s'ouvrent à l'extérieur au niveau de la septième plaque.

Le système nerveux, qui est ici tétraneure, est peut-être le caractère archaïque le plus net des « Chitons ». Les centres nerveux ne laissent point reconnaître de ganglions distincts ; ils ne forment qu'un fort cordon arqué, supra œsophagien et doté d'une commissure sous-œsophagienne, et ils se prolongent en arrière par deux arcs ; l'arc palléal, latéral, comprend deux longs cordons unis en arrière par une commissure suprarectale, et l'arc pédieux consiste en deux longs cordons plus médians. Ces quatre cordons sont reliés entre eux à intervalles assez réguliers par des commissures pédieuses et par des connectifs latéro-pédieux.

Organes des sens. Outre l'osphradie, les esthètes et les yeux coquilliers, quelques organes sensoriels de fonction peu connue sont à mentionner. Ce sont surtout des organes portés par le disque buccal et la sole pédieuse, les soies, les spicules, des tentacules et des cirres.

Appareil reproducteur. Tous les Placophores sauf *Lepidochitona raimondi* sont unisexués et leur gonade est paire. La fécondation a lieu dans l'eau en général, la ponte et l'éjaculation étant souvent nettement commandées par des gamones. Il existe une espèce vivipare *(Callistochiton viviparus)* et des formes incubatrices.

Les Chitons, organismes littoraux, vivent sur des substrats durs sur lesquels ils se déplacent assez peu. La puissance de leur musculature leur permet d'adhérer très fortement aux roches et de résister au choc des vagues. Ils se nourrissent en général d'Algues, mais certains pourraient être microphages.

La classification actuelle des Placophores est fondée sur la structure des plaques.

Les **Lepidopleuridae** (ordre des *Lepidopleurina*), d'assez petite taille, comprennent essentiellement le genre *Lepidopleurus* à vaste répartition.

Dans l'ordre des *Ischnochitonina*, les **Ischnochitonidae**, à ceinture assez large *(Ischnochiton, Lepidochitona)*, ont des spicules simples et des écailles lisses ou costulées nombreuses. Les **Chitonidae** montrent peu de caractères primitifs ; ils habitent surtout la zone des marées *(Chiton, Tonicia, Acanthopleura)*.

Les **Acanthochitonidae** (ordre des *Acanthochitonina*) ont des plaques plus ou moins recouvertes par la ceinture qui, outre des spicules, porte parfois des touffes d'épines. *Acanthochitona (= Acanthochites)* est connu de l'Europe occidentale à l'Adriatique. *Cryptochiton* de Nouvelle-Zélande atteint une grande taille. Les *Cryptoplax*, allongés, vermiformes, à ceinture épaisse et spiculeuse, ont des plaques réduites.

TRYBLIDIIDA

L'histoire de cette classe de Mollusques dont jusqu'en 1952 on ne connaissait que des restes fossiles du Paléozoïque ne manque pas d'intérêt. En effet, la récolte à grande profondeur d'exemplaires vivants d'une forme de Tryblidiida, *Neopilina galatheae*, fut considérée comme une découverte exceptionnelle, car cette espèce à coquille unique, à symétrie bilatérale, à apex antérieur, laissait reconnaître une série d'insertions musculaires, cinq paires de cténidies, six paires de néphridies, trois paires de compartiments cœlomiques, caractères qui indiquaient une métamérisation si régulière qu'elle pouvait être comparée à celle des Annélides et des Arthropodes. *Neopilina* fut alors placé dans le groupe des Monoplacophores créé par Odhner en 1940 pour des Mollusques du Cambrien inférieur. La structure de ce « fossile vivant » semblait indiquer que les Monoplacophores étaient en relation étroite avec les Mollusques ancestraux à partir desquels le phylum des Mollusques s'est développé. Lemche et Wingstrand publièrent en 1957 et 1959 une étude remarquable de cet Animal. Cependant l'interprétation qu'ils avaient fournie de la structure fut peu à peu critiquée et Lemche lui-même devait annoncer en 1966 que *Neopilina* ne devait pas avoir la signification qu'il lui avait précédemment attribuée.

On reconnaît à l'heure actuelle que l'organisation de *Neopilina*, donc celle des Tryblidiida, ne montre qu'une pseudo-métamérie du même ordre que celle dont témoignent les Placophores par leurs nombreuses paires de branchies. L'importante publication de Salvini-Plawen en 1972 a permis de conclure dans le même sens et de considérer les Tryblidiida comme le groupe le moins évolué des Conchifères. L'auteur estime en outre que le terme « Monoplacophora » n'a pas d'utilité, d'autant plus qu'il pourrait servir à désigner les autres classes de Conchifères. Il n'en reste pas moins que l'étude de *Neopilina*, compte tenu de rectifications nécessaires, permet de caractériser la classe des Tryblidiida et de mieux comprendre le sens de l'évolution des Mollusques.

La coquille d'aspect patelloïde a un contour presque circulaire ; son apex orienté vers le bord antérieur porte une coquille larvaire enroulée en une spire dextre d'un tour et demi. Par sa face ventrale l'Animal rappelle un peu un Placophore car il est entouré d'un sillon palléal à l'arrière duquel s'ouvre l'anus, dans le plan médian. Aucune trace de torsion n'est visible ; la symétrie est parfaitement bilatérale.

Le pied, à contour subcirculaire, occupe la face ventrale. Sur ses côtés, au fond du sillon palléal, s'insèrent cinq paires de branchies constituées d'un tronc portant une série de lamelles aplaties.

La musculature consiste essentiellement en huit paires de muscles insérés sur la coquille et dans le pied. Salvini-Plawen remarque à ce sujet que cette musculature est intermédiaire entre celle des Placophores et celle des Gastéropodes.

La bouche, antérieure, est précédée d'une lèvre supérieure associée à un velum élargi latéralement en lobes ciliés, comparables aux palpes buccaux des Bivalves. Deux pédoncules situés en arrière de la bouche portent chacun un éventail de tentacules post-oraux dont la disposition évoque les captacules des Scaphopodes.

Appareil digestif. A la bouche fait suite une cavité buccale et un pharynx où débouche une glande salivaire impaire. La radula comporte de quarante à quarante-cinq rangées de onze dents disposées en V. Ces dents sont de plusieurs sortes et ne peuvent être comparées à celles des Placophores. Au-delà de l'estomac, simple comme l'œsophage qui le précède, mais contenant un stylet cristallin, l'intestin décrit six tours en sens inverse des aiguilles d'une montre.

Le système nerveux montre une portion circum-orale où se discernent deux ganglions cérébraux. De chacun de ceux-ci partent deux longs cordons rappelant ceux des Placophores : cordon ventral et cordon latéral, formant deux arcs concentriques complets, les cordons latéraux étant unis par une commissure supra-rectale. Des paires de connectifs joignent les deux arcs d'où partent de place en place des nerfs.

Appareil circulatoire. Du cœur, enclos dans un péricarde, partent deux aortes qui fusionnent en une aorte dorsale impaire semblant s'ouvrir dans le sinus sanguin céphalique. Les six paires de néphridies sont situées dans le pli palléal.

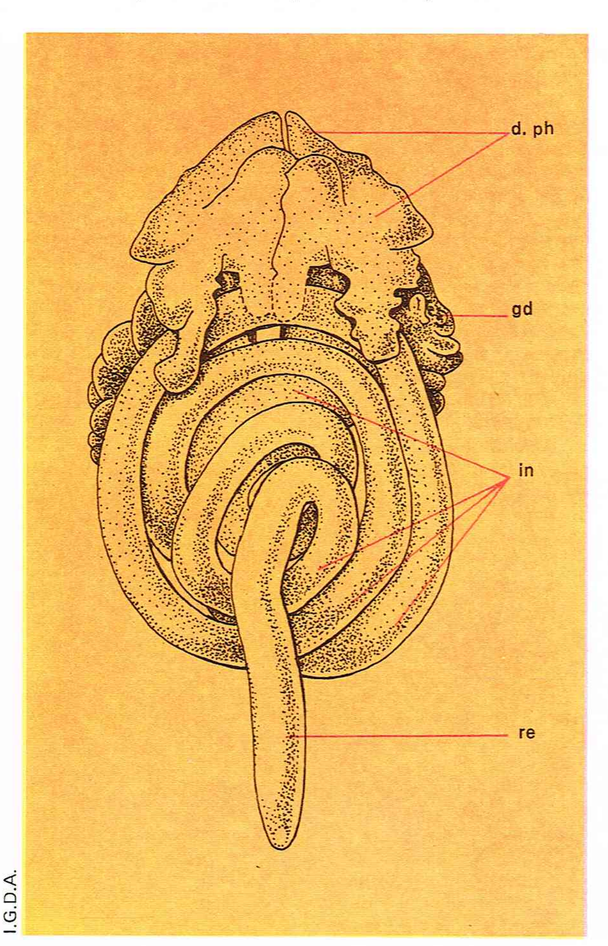
Appareil reproducteur. Les sexes sont séparés; le mâle est doté de deux paires de testicules, la femelle probablement du même nombre d'ovaires. Les œufs très petits semblent devoir être fécondés en mer.

Six espèces de *Neopilina* sont actuellement connues. *N. galatheae* a été capturé à l'ouest de Costa Rica par le navire de recherches danois « *Galathea* » par 3 570 m de profondeur.

Une comparaison de la coquille de *Neopilina* avec celle d'espèces éteintes fait ressortir une différence d'épaisseur, la forme actuelle possédant une coquille très mince. Mais cette étude comparée montre aussi qu'au sein des Tryblidiida s'est poursuivie la concentration des faisceaux musculaires amorcée chez les Solénogastres et les Placophores, concentration qui aboutit à une plus grande mobilité du corps dans la coquille. *Drahomira* montre sept paires d'insertions, *Tryblidium* et *Pilina* six, *Sinuitopsis* trois et *Cyrtonella* trois ou quelquefois deux. Les Bellerophontidea n'en possédaient qu'une.



▲ ***Gravure ancienne représentant quelques coquilles de Gastéropodes : 1 a, 1 b,*** **Cypraea vittata** ***; 2,*** **Conus scriptus** ***; 3,*** **Conus cedonulli** ***; 4 a, 4 b,*** **Cypraea ocellata** ***; 5 a, 5 b,*** **Cypraea mappa.**



◀ ***Vue dorsale de l'appareil digestif d'un Mollusque Tryblidiida du genre*** **Neopilina** ***: d. ph, diverticules du pharynx; gd, glande digestive; in, spires de l'intestin; re, rectum.***

GASTÉROPODES

Les Gastéropodes sont des Mollusques devenus asymétriques du fait de la torsion subie par le viscéro-pallium, mais qui, en de nombreuses circonstances, se trouvent être secondairement symétriques. Extérieurement, c'est l'enroulement en spirale de la masse viscérale enclose dans une coquille typiquement hélicoïdale qui, très souvent, rend cette asymétrie apparente au premier coup d'œil. Toutefois, dans de nombreux cas, la coquille fait défaut à l'état adulte et les Animaux devenus limaciformes ne laissent plus discerner leur asymétrie que par la situation des émonctoires et de l'appareil copulateur au côté droit du corps. L'asymétrie des patelles et autres formes apparentées, dont la coquille est sensiblement conique, est encore moins évidente, mais elle n'en est pas moins réelle.

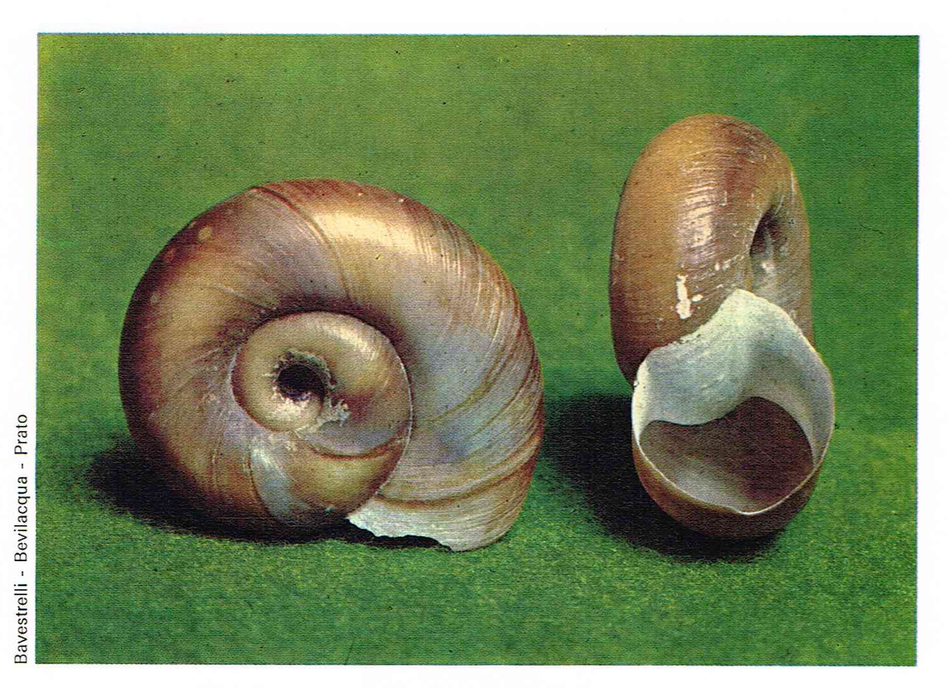
Organisation générale

Morphologie externe. Tête, pied, viscéro-pallium, toujours présents ou presque, montrent de très grandes variations morphologiques.

La tête, souvent bien distincte du reste du corps, allongée ou non en mufle, porte la bouche et dorsalement une paire d'yeux, une ou deux paires de tentacules, ou des rhinophores. A ces organes sensoriels s'en ajoutent d'autres dont la fonction est mal connue.

Le pied demeure en général aplati en une sole pédieuse à fonction essentiellement locomotrice. C'est un organe riche en muscles, relié à la columelle par le puissant muscle columellaire qui s'y insère solidement et dont la contraction provoque la rentrée de l'Animal dans la coquille. Chez plusieurs espèces pélagiques, le pied se modifie en une large carène ou en nageoires puissantes; ses portions latérales deviennent des parapodies natatoires lorsqu'elles s'étalent en lobes latéraux.

Le manteau existe très généralement sous la forme d'un vaste repli qui recouvre soit une cavité palléale, soit une



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *La coquille des Gastéropodes présente des aspects variés; enroulée dans un plan comme cette coquille de* **Planorbarius corneus**, *on dit qu'elle est de type planorboïde.*

cavité pulmonaire, mais dans plusieurs familles il disparaît pour faire place à un notum lisse ou hérissé de papilles respiratoires.

La masse viscérale est l'un des principaux éléments de la morphologie du corps; elle s'enroule en « tortillon » ou se recourbe seulement; elle ne fait même plus saillie dans les espèces limaciformes.

La coquille. La coquille est unique. Toutefois, Kawaguti et Baba ont eu la surprise de découvrir (1959) un authentique Gastéropode à coquille bivalve, *Tamanovalva limax,* devenu depuis *Berthelinia limax.* A la suite de cette découverte, il est apparu que des valves de Mollusques actuels connues de longue date devaient être rapportées à des formes voisines de Gastéropodes.

Très tôt au cours de l'embryogénie la coquille apparaît comme une mince pellicule élaborée par le bord d'une dépression circulaire de la portion dorsale des embryons. C'est la glande coquillière. Par la suite, la coquille grandit en épousant les contours de la masse viscérale enroulée en tortillon.

L'existence de la coquille est générale chez les embryons; toutefois, chez beaucoup d'espèces, elle disparaît lors de la métamorphose sans être compensée par une formation définitive et le corps reste nu. Dans la majorité des cas la croissance de la coquille se produit encore après la métamorphose, avec ou sans discontinuité nette.

La coquille des Gastéropodes se développe en quelque sorte sous la forme d'un hélicocône, c'est-à-dire d'une surface conique enroulée en spirale autour d'un axe hypothétique. Le pas de l'hélice est très variable et l'hélicocône peut même s'enrouler dans un plan, comme le montrent les coquilles *planorboïdes.* La columelle correspond à l'axe d'enroulement. Cependant, selon le degré de confluence des tours vers l'axe, elle est pleine ou creuse, et dans ce cas, ouverte à la partie inférieure par un ombilic étroit, large ou très large.

Les tours de spire, en général délimités par un sillon plus ou moins profond, la suture, n'ont pas toujours en réalité une section circulaire; ainsi, leur face externe devient plane dans les coquilles *trochiformes.* Lorsque le dernier tour, très dilaté, recouvre les autres, la suture n'est plus apparente. Dans les coquilles *pupiformes* la section de l'hélicocône, après avoir atteint une certaine valeur, tend au contraire à se réduire.

Le dernier tour s'ouvre par le péristome où l'on distingue le bord externe, ou labre, le bord inférieur simple, échancré, allongé en gouttière ou en tube lorsque le manteau développe un siphon respiratoire, et le bord columellaire, parfois épaissi par une callosité columellaire. Cette ouverture porte en bien des cas des plis internes, des denticules ou des lamelles qui la rétrécissent curieusement.

L'enroulement n'est pas toujours régulier ou continu. L'hélicocône semble alors se dérouler et s'allonger comme un tube très irrégulier; chez quelques formes terrestres, c'est peu avant le niveau de l'ouverture qu'il change brusquement de direction. La coquille des espèces *patelliformes,* conique, ne montre pas de tendance à l'enroulement. Plusieurs Gastéropodes du plancton élaborent un test très particulier : cône très mince, très allongé, test globuleux ou aplati des cavolinies, des *Euclio.*

L'ornementation des coquilles (stries, varices, cordons, tubercules, épines, lamelles) atteint un étonnant degré de complexité. Elle résulte de différences d'activité du bord du manteau qui n'a pas en toutes ses régions les mêmes propriétés.

Quelques Gastéropodes possèdent une coquille entièrement recouverte par le tissu palléal, et qui est entière ou réduite à des granulations calcaires.

Des coupes faites dans des coquilles montrent qu'elles consistent en couches superposées d'éléments cristallins agencés selon différents « types structuraux » : structures prismatiques simples ou complexes, feuilletées (nacre), entrecroisées, dans lesquelles les éléments cristallins s'ordonnent pour réaliser des ensembles d'une grande résistance.

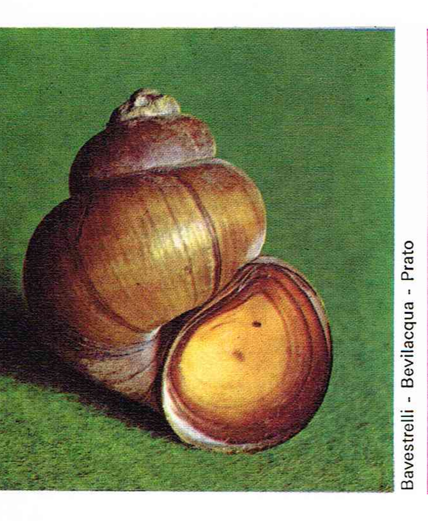
Influence de la torsion sur l'organisation générale. Comme on l'a vu, l'organisation des Gastéropodes est profondément affectée par la torsion du complexe palléo-viscéral et l'enroulement de la masse viscérale. A partir du Mollusque ancestral symétrique et enroulé dans un plan, on peut considérer que trois phénomènes ont eu lieu. Le premier, conséquence de l'apparition de l'axe secondaire de croissance, engendre une *courbure endogastrique* du complexe palléo-viscéral. En effet, l'accroissement en hauteur de cette portion du corps provoque sa déformation en U ainsi que celle du tube digestif, de telle sorte que l'anus semble se rapprocher de la bouche au-dessous de laquelle il s'ouvre. C'est la *flexion ventrale.*

En second lieu la portion dorsale de la masse viscérale sur laquelle s'accroît la coquille embryonnaire subit un enroulement spiralé, dit exogastrique car il s'opère dans le sens inverse de la courbure endogastrique et dans le plan sagittal, sans que la position de l'anus soit affectée. En réalité cet enroulement se poursuit soit dans le sens dextre, soit dans le sens sénestre.

Enfin intervient la torsion proprement dite, c'est-à-dire la rotation de 180° de toute la masse palléo-viscérale autour de l'axe du corps, le céphalopodium ne subissant aucune déformation. La conséquence la plus évidente de ce mouvement est le report de l'anus au côté droit puis à la partie dorsale de l'Animal. La portion du corps impliquée dans ce mouvement de rotation est celle qui se situe entre le céphalopodium, qui reste inchangé, et le complexe palléo-viscéral, l'effet de la torsion étant particulièrement net sur l'œsophage, sur le trajet du tube digestif et sur l'anse nerveuse viscérale, au moins lorsque celle-ci est suffisamment longue.

Les causes profondes de la torsion sont encore bien mal connues. Pour Garstang (1929), l'origine en serait une mutation larvaire avec pour conséquence l'asymétrie

▼ *A gauche, coquille de* **Viviparus pyramidalis**; *un certain nombre de Gastéropodes présentent une coquille obturable par un opercule. A droite,* **Trochus niloticus**, *un exemple de coquille montrant une face externe plane (type trochiforme).*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

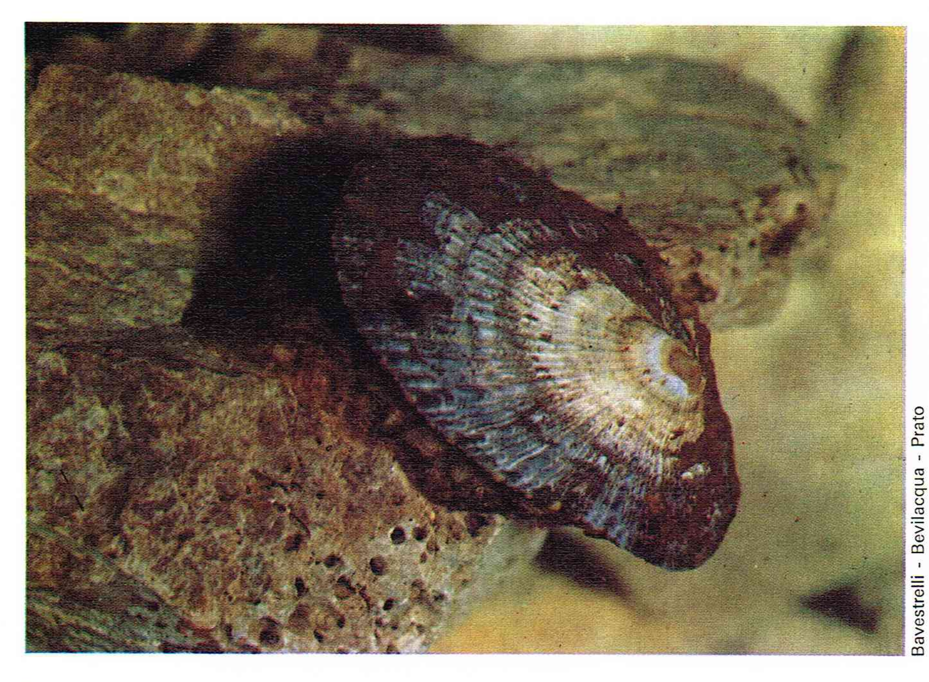
de deux muscles, l'un à gauche en rapport avec le pied, l'autre, à droite, avec la tête. La torsion débute souvent une trentaine d'heures après la fécondation; or, à ce stade, l'organisation larvaire est encore réduite et, en fait, dans plusieurs Gastéropodes spécialisés, c'est après la torsion qu'apparaît la musculature.

Quoi qu'il en soit, une conséquence importante de ces processus est le report vers l'avant de la cavité palléale. Orientée dans le sens du déplacement, elle peut assurer ses différentes fonctions dans les conditions optimales.

Les effets de la torsion sont nets dans le groupe des Prosobranches que caractérise la streptoneurie — ou chiastoneurie —, c'est-à-dire la torsion en 8 de l'anse nerveuse viscérale. En revanche, dans les deux autres groupes de Gastéropodes, Pulmonés et Opisthobranches, l'anse nerveuse viscérale n'est pas croisée et ces formes sont dites euthyneures. Il n'en reste pas moins que la position de la cavité palléale et des orifices rénal et anal témoigne de la réalité de la torsion, parfois incomplète, ou même d'une détorsion. Il se peut en effet qu'une détorsion ait pu rétablir secondairement la situation initiale de l'anse nerveuse viscérale, mais il paraît plus probable que celle-ci n'a pas été impliquée dans la torsion par suite d'un processus de céphalisation, c'est-à-dire de regroupement des centres nerveux ganglionnaires dans la région céphalique, ce qui aurait entraîné son raccourcissement.

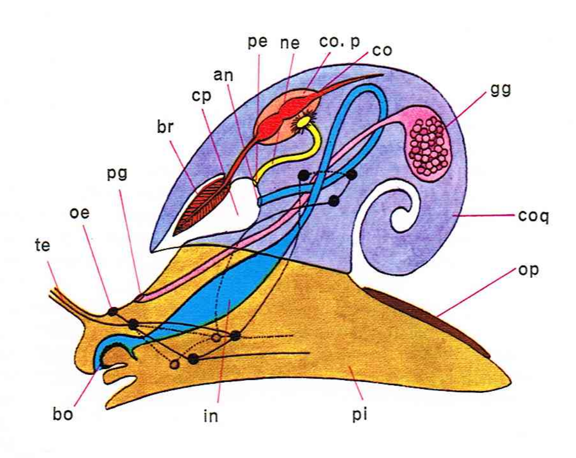
Appareil digestif. De la bouche, toujours antérieure, à l'anus situé en général en arrière de la tête et sur le côté droit du corps, mais parfois ouvert à son extrémité postérieure, le tube digestif comprend la cavité buccale, la cavité pharyngienne où débouchent les conduits des glandes salivaires et dont le plancher est occupé par l'appareil radulaire, l'œsophage, l'estomac et l'intestin, très long chez les formes primitives herbivores, mais beaucoup plus court chez les autres. La partie antérieure du tube digestif différencie dans plusieurs groupes une trompe évaginable, très mobile, qui se modifie chez les Pyramidellidae en un appareil de succion perfectionné. L'appareil radulaire est utilisé pour la préhension des aliments. Il est essentiellement constitué d'une radula, mince ruban porteur de rangées transversales de dents de forme extrêmement variée et dont la connaissance permet de reconnaître des genres ou même des espèces. A sa partie postérieure, ce ruban émerge de la gaine radulaire où des odontoblastes élaborent les dents, puis il passe en avant sur un odontophore, masse musculeuse souvent consolidée par des cartilages. L'odontophore, mû par de nombreux muscles, protracte la radula jusqu'au-delà de la bouche, puis la ramène à sa position initiale. La radula attaque les Végétaux ou les proies animales par un mouvement de va-et-vient. En réalité ce dernier s'accompagne de la déformation du ruban qui, d'abord creusé en gouttière, s'étale en passant sur la partie antérieure du bulbe radulaire, ce qui a pour effet de redresser les dents et de rendre leur action particulièrement efficace.

La radula n'est cependant pas toujours une « langue râpeuse ». Lorsque les dents sont très longues, très fines et très nombreuses, elles agissent parfois comme une brosse ou comme un balai sur une paroi couverte de micro-organismes. Les rangées peuvent comporter de nombreuses pièces disposées avec une grande régularité, soit une dent centrale, dite rachidienne, sur l'axe du ruban, une ou plusieurs dents latérales et des dents plus externes, les marginales. Une rangée peut se réduire à la seule dent rachidienne; c'est là le type de la « radula-scie » qu'utilisent les Sacoglosses pour ouvrir les parois cellulaires des Algues et aspirer le suc cellulaire. D'autres Gastéropodes possèdent de très fortes dents conformées

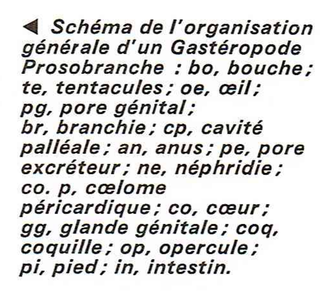


Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ **Diodora italica** ***présente une coquille non enroulée et conique dite patelliforme.***



I.G.D.A.



◀ ***Schéma de l'organisation générale d'un Gastéropode Prosobranche : bo, bouche; te, tentacules; oe, œil; pg, pore génital; br, branchie; cp, cavité palléale; an, anus; pe, pore excréteur; ne, néphridie; co. p, cœlome péricardique; co, cœur; gg, glande génitale; coq, coquille; op, opercule; pi, pied; in, intestin.***



G. Mazza



G. Mazza

◀ **Cadlina marginata,** ***comme tous les Nudibranches, ne possède pas de coquille; à gauche, vue dorsale; à droite, vue latérale.***

comme des harpons et qui coexistent avec une glande à venin.

L'appareil radulaire, on le voit, se modifie considérablement avec le régime alimentaire.

L'œsophage, simple en général, différencie des glandes œsophagiennes et, chez quelques Opisthobranches, un jabot et un gésier garni de plaques ou de denticules. Par suite de la torsion il s'ouvre à la partie inférieure et postérieure de l'estomac. L'organisation de ce dernier, souvent très complexe, est en rapport étroit avec le régime alimentaire. A sa partie postérieure, le stylet cristallin est conservé par quelques groupes.

Dans l'estomac s'ouvrent les canaux de la glande digestive, masse de diverticules digestifs où semble s'effectuer la majeure partie, sinon la totalité de la digestion. Quant à l'intestin, il est long et décrit de larges anses dans les formes primitives, alors que chez les supérieures il se raccourcit beaucoup.

Appareil circulatoire. Au ventricule unique s'adjoignent chez les Gastéropodes les plus archaïques deux oreillettes; l'une d'elles disparaît chez ceux qui sont plus évolués. Le cœur est aidé dans sa fonction de propulsion du sang par les contractions de tout le corps, et par celles des papilles dorsales de bien des espèces dépourvues de coquille.

Appareil excréteur. En liaison étroite avec l'appareil reproducteur, l'appareil rénal n'est représenté par deux reins que dans les formes primitives. De ces deux reins, le gauche, lorsqu'il n'est pas seul, est le plus important. Cette situation est évidemment l'une des conséquences de la torsion car le développement de la spire à droite du corps a provoqué, pense-t-on, la compression de l'avant-dernier tour sur la partie droite de l'Animal, donc aussi une réduction de tous les organes palléaux droits.

Du point de vue de l'excrétion elle-même, on constate l'excrétion d'ammoniaque chez les espèces aquatiques et celle d'acide urique, parfois sous la forme de concrétions, chez les espèces terrestres.

Système nerveux. Le système nerveux des Gastéropodes montre des centres cérébraux et d'autres, secondaires, qui s'y relient par des colliers ou des anses. Mal individualisés dans les groupes inférieurs (*Haliotis*, patelle), ces centres deviennent des ganglions distincts qui, on l'a vu, tendent à se rapprocher des ganglions cérébroïdes avec lesquels certains fusionnent.

Fondamentalement, les deux ganglions cérébroïdes, dorsaux par rapport à l'œsophage, s'unissent de part et d'autre de cet organe aux deux ganglions pédieux, sous-œsophagiens, reliés l'un à l'autre par la commissure

▶ Schéma du système nerveux d'un Mollusque Gastéropode Prosobranche; bo, bouche; cl, commissure labiale; gc, ganglion cérébroïde; cs, commissure sous-œsophagienne; cc, connectif cérébro-pleural; cp, connectif cérébro-pédieux; gp, ganglion pédieux; gl, ganglion pleural; npd et npg, nerfs palléaux droit et gauche; cpv, connectif pleuro-viscéral supra intestinal; an, anastomose entre glanglions pleural et viscéral; cd, cordon pédieux; cps, connectif pleuro-viscéral sous-intestinal; ga, ganglion abdominal; gb, ganglion branchial; br, branchie.

I.G.D.A.

pédieuse, par deux connectifs dits cérébro-pédieux. C'est là le collier périœsophagien.

L'anse viscérale, que l'on peut suivre dans la masse viscérale, se raccorde par ses deux extrémités aux ganglions cérébroïdes. Elle porte à partir du ganglion cérébroïde droit les ganglions suivants : pleural droit, pariétal droit, viscéral, pariétal gauche et viscéral gauche. Les ganglions pleuraux sont reliés aux pédieux du même côté par un connectif pleuro-pédieux.

Vers l'avant, un collier buccal porte sur son trajet deux ganglions buccaux placés sur le bulbe radulaire. Les plus archaïques des Gastéropodes montrent en outre une anse labiale passant par deux ganglions labiaux. Des nerfs issus de ces centres se distribuent à tous les organes du corps.

Les effets de la torsion se manifestent seulement sur l'anse viscérale, à condition toutefois que sa longueur soit suffisante. Les autres colliers ne sont pas affectés. Il est logique d'admettre que le ganglion pariétal droit, rejeté vers la gauche au-dessus du tube digestif, est devenu le ganglion supra-intestinal et que le pariétal gauche, entraîné vers la droite, figure le ganglion sous-intestinal.

Ainsi schématisée, la disposition du système nerveux peut sembler simple; en fait l'évolution de ce système pose de nombreux problèmes.

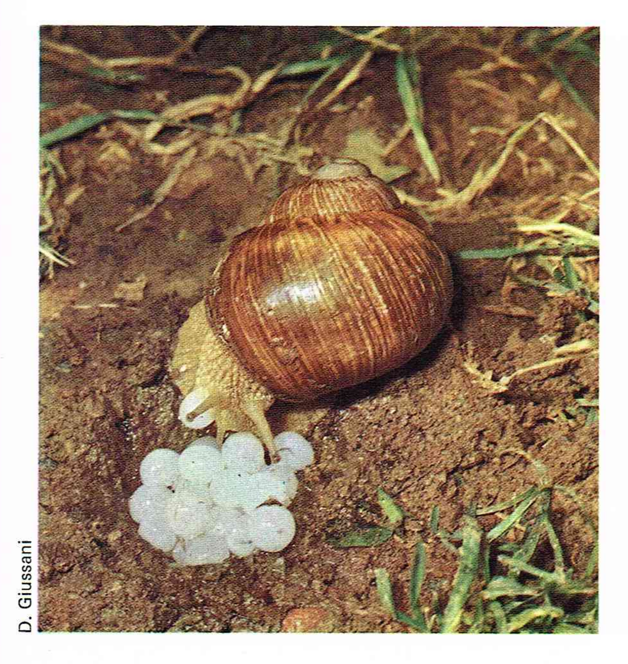
Organes sensoriels. A peu d'exceptions près, tous les Gastéropodes possèdent des yeux qui peuvent être simples ou complexes, et tous sont dotés de statocystes. Par contre, des chimiorécepteurs particuliers, les osphradies, dont la fonction semble être d'apprécier les qualités de l'eau qui pénètre dans la cavité palléale, ne subsistent plus qu'exceptionnellement chez les Gastéropodes terrestres.

Appareil reproducteur. L'évolution de cet appareil dans toute la classe des Gastéropodes est particulièrement complexe. A la suite de la torsion il ne subsiste dans les groupes inférieurs qu'une gonade qui s'ouvre soit dans le rein droit, soit dans le conduit réno-péricardique; en conséquence, les gamètes sont évacués directement en mer. Chez les autres formes, où le rein droit se réduit à son canal évacuateur, c'est dans ce dernier que débouche la gonade. C'est alors qu'apparaissent aux dépens de la partie droite du manteau des prolongements des voies génitales, sous la forme de gouttières ciliées. Un pénis se développe à droite de la tête, à l'extrémité du sillon séminal; chez la femelle le conduit homologue devient très glandulaire. Ainsi, les voies génitales très simples des Gastéropodes primitifs subissent une spécialisation poussée par suite du développement de voies génitales palléales, puis d'organes copulateurs. D'externe, la fécondation devient interne, ce qui rend possible la reproduction des lignées devenues terrestres. Chez celles-ci du reste, comme chez les Opisthobranches qui sont tous marins, le tractus génital s'enrichit encore de glandes annexes, tandis que ses parties distales se diversifient.

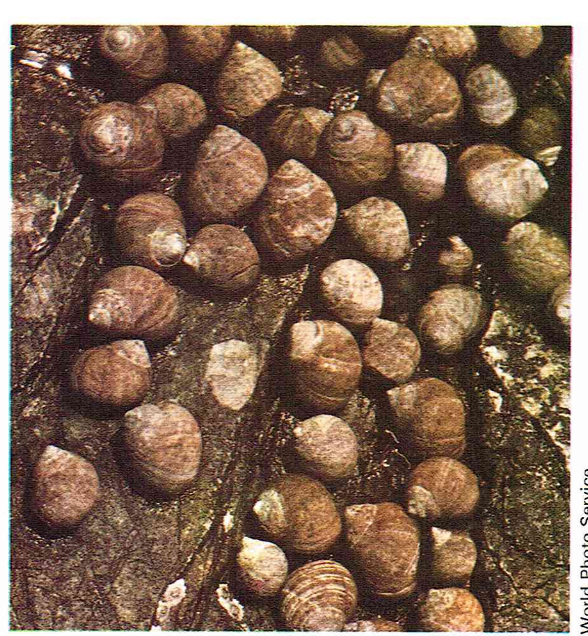
Ponte et développement

Les modalités de la ponte et du développement ne sont naturellement pas les mêmes pour les formes aquatiques et pour les formes terrestres : si les premières recherchent une protection au sein des eaux, les autres utilisent les seules ressources que leur offre le sol pour mettre leur progéniture à l'abri. De même le développement des premières comporte une métamorphose plus ou moins importante alors que celui des secondes est direct.

L'œuf des Prosobranches à fécondation externe ne jouit d'aucune protection. En mer, il évolue en une larve de type trochophorien; mais la majeure partie des Gastéropodes marins déposent leurs œufs dans des coques, des rubans ou des cordons gélatineux qu'ils fixent sur des Végétaux ou sur des roches, ce que font aussi les lymnées, Pulmonés d'eau douce. Les coques ovigères isolées ou groupées en une ponte volumineuse, telle celle de *Murex brandaris*, contiennent un nombre d'œufs très variable. Les œufs pondus par les Opisthobranches dans des cordons parfois très longs ou dans des rubans enroulés en spirale sont petits et abondants. On estime à plus de dix millions leur nombre dans la ponte de



D. Giussani



World Photo Service

◀ *Les Pulmonés terrestres creusent généralement une cavité dans le sol afin d'y déposer leurs œufs (à gauche).* **Littorina littorea,** *appelé « bigorneau », vit sur les rochers et dans les Algues de la zone intertidale (à droite).*

l'ombrelle de Méditerranée *(Umbraculum),* à trois millions cinq cent mille ceux que dépose l'aplysie dans un cordon pelotonné de 15 ou même 20 m de long.

Les Pulmonés terrestres creusent en général une cavité dans le sol pour y déposer leurs œufs qui, chez l'escargot par exemple, atteignent d'assez belles dimensions, soit quelques millimètres ou même quelques centimètres de diamètre chez de grosses formes exotiques.

En mer, les larves issues d'œufs pauvres en réserves éclosent sous la forme de véligères à velum bilobé, tétralobé ou hexalobé. Elles mènent une existence méroplanctonique plus ou moins longue avant de se métamorphoser. Les Gymnosomes (Opisthobranches) ont des larves dites « polytroches » qui ressemblent à de petits tonnelets ornés de trois couronnes ciliées et se déplacent en tous sens avec une grande rapidité. Dans la curieuse larve « échinospire » de quelques Prosobranches coexistent une coquille larvaire et une coquille définitive.

Lors de la métamorphose se produit une régression ou une perte rapide du velum, mais en général les changements ne sont pas très grands. Une transformation considérable se produit par contre dans les genres *Pterotrachea, Carinaria, Firoloida,* Hétéropodes du plancton au corps effilé. En quelques heures, tandis que le velum se réduit de plus en plus, le corps, en s'allongeant énormément, change totalement d'aspect.

Le développement direct s'observe chez les Prosobranches dont les œufs contiennent beaucoup de vitellus, chez ceux qui sont incubés *(Viviparus),* ainsi que chez les Pulmonés. L'évolution de l'œuf de ces derniers comprend les mêmes étapes que chez les Mollusques marins, mais les organes larvaires y sont moins caractérisés. En outre, des organes transitoires différents y apparaissent : le pied engendre à sa partie postérieure une forte vésicule pédieuse, le podocyste, ainsi qu'une volumineuse vésicule céphalique.

SYSTÉMATIQUE

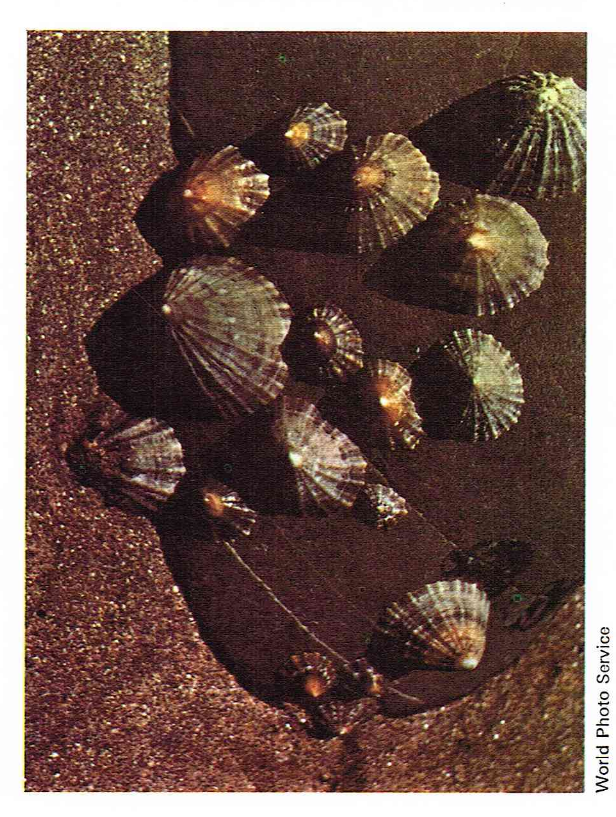
On admet classiquement la division des Gastéropodes en trois sous-classes, celles de Prosobranches, des Pulmonés et des Opisthobranches. Cependant, d'assez nombreux auteurs tendent à ne distinguer que deux sous-classes, celle des Streptoneures (Prosobranches) et celle des Euthyneures.

Sous-classe des Prosobranches

Ces Gastéropodes sont bien caractérisés par leur streptoneurie, par la présence très générale d'un opercule, élaboré par le pied, qui obture l'ouverture de la coquille lorsque l'Animal s'y retire, enfin par la séparation des sexes — à quelques exceptions près. La cavité palléale toujours orientée vers l'avant abrite deux cténidies, deux osphradies, deux glandes hypobranchiales, deux orifices rénaux chez les formes archaïques, ou un seul de ces organes.

Écologie des Prosobranches

La répartition des Prosobranches marins est commandée par de nombreux facteurs de milieu, par le régime alimentaire et par la constitution de ces Mollusques. Ils doivent en effet pouvoir se nourrir soit d'Algues, soit de micro-organismes, soit de leurs congénères ou d'autres Animaux ; il leur faut aussi trouver une protection contre les vicissitudes du flux ou des vagues et, en fait, leurs adaptations sont très diverses. La Manche, par exemple, où les marées sont d'une grande amplitude, se prête bien à l'étude de la zonation, qui s'y révèle particulièrement nette, compte tenu des divers faciès : roches, sable, vase, herbiers. Tout en haut de la frange intertidale, dans la zone des embruns, les *Littorina neritoides* se groupent



World Photo Service

◀ *Les patelles* (*ici,* **Patella vulgata**) *adhèrent fortement aux rochers.*



G. Mazza

▲ **Natica millepunctata** *présente un pied très développé dans sa partie antérieure.*

en petites populations dans des crevasses; elles sont capables de supporter une dessiccation de longue durée. Dans la zone de balancement des marées, d'autres Prosobranches doivent faire face quotidiennement à une exondation qui dure plusieurs heures vers les niveaux supérieurs. Ils se réfugient sous les pierres, sous les surplombs humides, ou dans les cuvettes, en faciès rocheux. Les cuvettes sont soumises à des variations de température très importantes; la vie n'y est possible que pour un nombre assez petit d'espèces. Les plages de sable vaseux permettent un autre moyen de protection : l'enfouissement. Beaucoup de Prosobranches y restent tapis, tout en conservant le contact avec l'extérieur par le tube du siphon et par une voie exhalante.

En période d'exondation, ils s'isolent dans leur coquille et n'ont plus d'activité. Dans les herbiers toujours humides que la mer laisse à découvert, les Prosobranches n'ont qu'une activité assez réduite, mais dès le retour de l'eau celle-ci reprend.

Peu d'espèces peuvent subsister sur les roches battues, mais, au nombre de ces formes, il convient de citer les patelles, au pied très puissant, qui donnent peu de prise aux vagues. L'activité des Prosobranches demeure continue sur les rivages peu affectés par les marées, ou sur le plateau continental, au-dessous de la zone des basses mers.

En eau douce, des Animaux tels que la paludine ne voient leur activité se réduire qu'en hiver. Ils s'enfoncent dans la vase et y demeurent à l'état de vie ralentie. La plupart des femelles retiennent leurs embryons dans leur oviducte jusqu'au printemps, et quand la température de l'eau dépasse une certaine limite les éclosions se produisent en masse.

Sur terre, les *Pomatias elegans* qui vivent normalemen sous les feuilles ou à la base de différentes plantes s'enfouissent à la mauvaise saison à quelques centimètres de profondeur et ne refont surface qu'aux premiers beaux jours.

Les Prosobranches sont particulièrement intéressants par les types d'associations qu'ils peuvent constituer et par les étonnantes transformations que le parasitisme peut entraîner chez certains d'entre eux. Les représentants de familles entières s'associent, surtout à des Mollusques et à des Échinodermes. Le parasitisme atteint les degrés les plus divers depuis les formes ectoparasites non modifiées ou peu modifiées jusqu'aux endoparasites simplifiés à l'extrême. Plusieurs *Capulidae* prélèvent seulement un peu de la nourriture captée par des Annélides ou des Échinodermes; d'autres, ectoparasites sur des Astéries, s'adaptent à la succion. Des *Eulimidae,* devenus ectoparasites sur des Astéries, ont une trompe suceuse perfectionnée.

Paedophoropus dicoelobius et *Molpadicola orientalis* sont endoparasites des Holothuries. La première de ces espèces a été caractérisée par ses larves véligères. Le mâle, nain, reste appliqué sur la femelle. L'appareil digestif se réduit presque à la trompe qui est longue et puissante. Parmi les *Stiliferidae* existent des commensaux, des ectoparasites et des endoparasites à organes très régressés *(Gasterosiphon, Diacolax)*. La simplification atteint un degré extrême chez les *Entoconchidae*. Des *Entocolax* n'ont plus ni branchie, ni système nerveux, ni cœur, ni rein et il ne subsiste qu'un statocyste, mais l'ovaire demeure bien développé. *Entoconcha mirabilis* devient une sorte de Ver de 8 cm de long; l'appareil digestif des *Enteroxenos* disparaît en totalité. Autres parasites d'Échinodermes, les *Thyonicola* n'ont plus de systèmes digestif, vasculaire, excréteur ou nerveux. Le parasite se revêt de téguments appartenant à son hôte.

Le degré de simplification maximal se trouve chez *Parenteroxenos dogieli,* parasite de la cavité générale d'Holothuries. Cet Animal, le plus grand de tous les Gastéropodes connus, se présente comme un Ver de 130 cm de long et 4 à 5 mm de diamètre. Son corps ne contient pratiquement qu'une vaste cavité incubatrice où se voient de très nombreux cocons, un ovaire et un testicule. Les cocons donnent naissance à des larves véligères qui subissent leur métamorphose dans le tube digestif des Holothuries qui les ont avalées. La famille des *Pyramidellidae,* celle des *Ctenosculidae* renferment aussi des parasites, mais ceux-ci ne subissent pas de transformations aussi profondes.

Les Prosobranches hébergent d'assez nombreux parasites, en particulier des cercaires. Assez curieusement, l'infection massive semble provoquer une augmentation de la taille. A son degré extrême elle engendre une désagrégation de la gonade telle qu'elle aboutit à une castration parasitaire totale.

Trois grands ensembles constituent la sous-classe des Prosobranches. Ce sont les ordres des Archaeogastropoda, des Mesogastropoda et des Neogastropoda. Un quatrième ordre, celui des Neritoidea, semble devoir être séparé des Archaeogastropoda.

Ordre des Archaeogastropoda

C'est le groupe le plus archaïque, où le cœur conserve souvent deux oreillettes et où il est fréquent de trouver dans la cavité palléale deux cténidies bipectinées, deux osphradies, et une paire de glandes hypobranchiales. Les deux reins persistent en général, mais le rein droit



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▶ **Haliotis,** *l' « ormeau », vit au bas de la zone de balancement des marées; sa chair est très appréciée et sa coquille est nacrée à l'intérieur.*



◀ *La coquille de* Turritella communis *présente de nombreux tours de spire et un apex très pointu.*

disparaît chez les formes évoluées. La radula porte de nombreuses dents marginales. L'état archaïque se retrouve aussi dans le pied où sont développés, non pas des ganglions pédieux, mais des cordons réunis par des commissures. Les représentants de cet ordre ont un régime principalement herbivore.

Nous étudierons successivement les trois super-familles du groupe.

Pleurotomarioidea. La disposition de la cavité palléale, profondément incisée, ou ouverte à sa partie supérieure, retentit sur la forme de la coquille qui est échancrée (pleurotomaires, scissurelles), pourvue d'un orifice (fissurelle), ou de plusieurs *(Haliotis)* assurant la sortie de l'eau. Les pleurotomaires à coquille nacrée sont des formes exotiques de profondeur. *Haliotis* appelé ormeau ou oreille de mer vit au bas de la zone des marées.

Patelloidea. Les patelles à coquille conique ont un pied sans opercule; leurs cténidies sont modifiées en un cercle de branchies et leur radula est plus longue que le corps.



◀ *La coquille d'*Aporrhais pes pelecani *est remarquable par les expansions de son ouverture.*

Trochoidea. La coquile conique, turbinée, spiralée, globuleuse ou auriforme, épaisse ou mince, nacrée, est lisse ou garnie de tubercules. *Trochus niloticus* des mers chaudes a été très utilisé pour la fabrication des boutons de nacre. Sur nos côtes abondent les gibbules *(Gibbula).* Les *Angaria,* ou *Delphinula,* exotiques, ont une coquille ornée d'appendices forts, recourbés ou ramifiés, mais leur opercule est corné. Les *Turbo* à coquille épaisse portent un opercule épais et calcifié.

Ordre des Neritoidea

Les Nérites sont des formes marines à une seule cténidie bipectinée et au cœur traversé par le rectum; plusieurs espèces se trouvent en eau saumâtre, en eau douce *(Theodoxia fluviatilis)* et même sur terre *(Helicina).*

Ordre des Mesogastropoda

C'est le groupe le plus important, nous étudierons successivement ses diverses super-familles.

Cyclophoroidea. Ces Animaux terrestres ou d'eau douce à coquille souvent irrégulière ou à ornementation parfois curieuse sont presque tous exotiques.

Viviparoidea. Les paludines de nos eaux douces *(Viviparus viviparus)* ne libèrent leurs embryons que lorsqu'ils sont aptes à vivre par eux-mêmes. Le tentacule droit du mâle est modifié en pénis. Les Pilidae des eaux douces tropicales *(Ampullarius, Pomacea, Lanistes)* sont amphibies. La partie gauche de leur manteau prend la valeur d'un vaste sac pulmonaire, mais une cténidie subsiste à droite de la cavité palléale.

Littorinoidea. Littorina littorea, le « bigorneau », ou « vignot », abonde sur les rochers et dans les Algues. *L. saxatilis* incube ses œufs en toutes saisons. Les cyclostomes *(Pomatias elegans)* sont bien adaptés à la vie terrestre.

Architectonicoidea. Les *Architectonica (Solarium)* de Java et de Ceylan ont un ombilic fort large laissant voir la portion axiale des tours de spire.

Cerithioidea. Les turritelles ont une coquille très haute à nombreux tours de spire, à sculpture spirale et ouverture assez petite. Les cérithes montrent le même type d'enroulement, mais les tours portent en général des varices, des tubercules, des costulations ou des épines. Les vermets sont fixés aux roches par leur coquille à tours disjoints. Ils capturent leur nourriture par de longs filets muqueux.

Epitonioidea. Outre les *Epitonium (Scala)* à coquille turriculée ce groupe contient les ianthines qui dérivent en mer grâce à un flotteur de bulles d'air confectionné par leur pied.

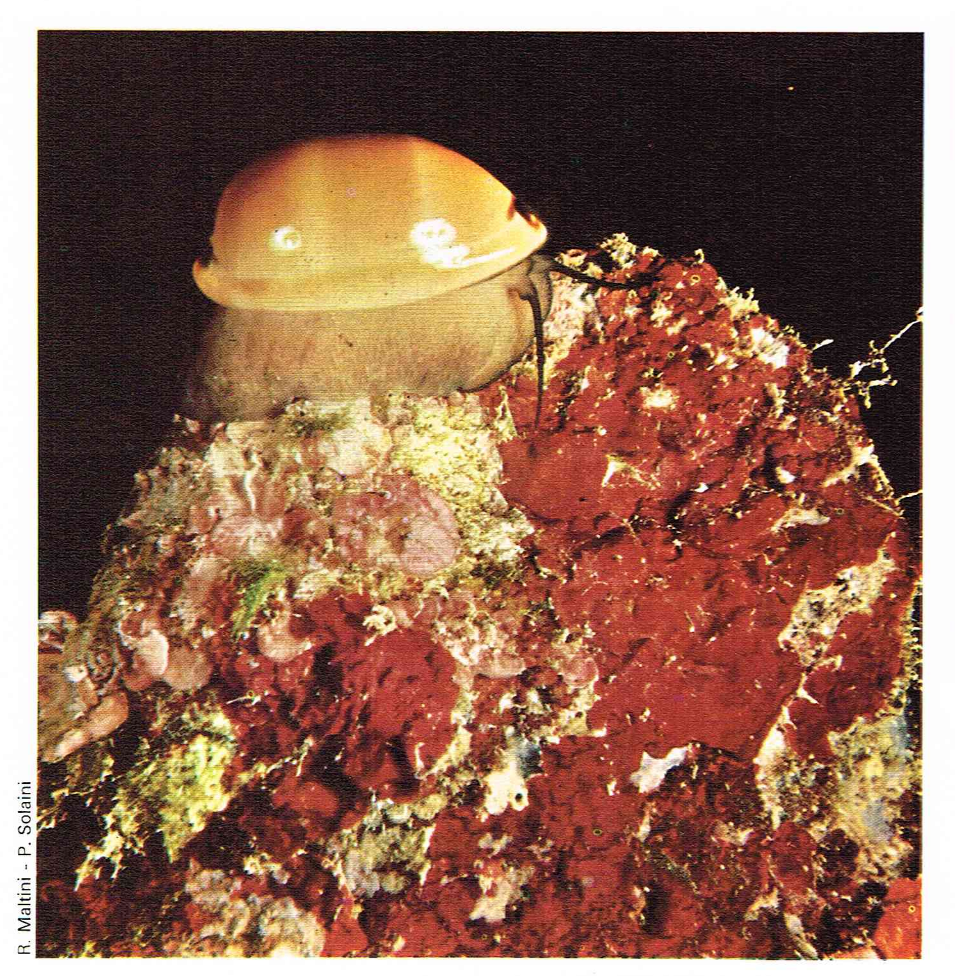
Aglossa. C'est dans ce groupe que sont placées provisoirement les familles des Paedophoropodidae, des Stiliferidae, Entoconchidae, Pyramidellidae, qui contiennent les parasites déjà signalés.

Stromboidea. Cette super-famille contient des formes ornementales telles que les *Pterocera* à labre étiré en longues gouttières, les *Aporrhais pes pelecani,* les rostellaires à labre festonné prolongé en très long rostre et même les *Strombus* à dernier tour plus ou moins étalé. L'œil d'*Aporrhais* est l'un des plus différenciés qui existent chez les Invertébrés.

Calyptraeoidea. Outre les calyptrées *(Calyptraea chinensis)* en forme de chapeau chinois, ce groupe contient les crépidules *(Crepidula fornicata)* qui prolifèrent sur les bancs d'huîtres. D'abord mâles, ces Animaux s'accumulent les uns sur les autres en courtes chaînes et changent de sexe probablement sous l'influence de sécrétions élaborées par l'individu inférieur qui est femelle.

Cypraeoidea. Par leur galbe et leurs coloris, les cyprées sont de très beaux Animaux. Ce sont les « porcelaines » à dernier tour recouvrant tous les autres et même la protoconque. Leur ouverture, très allongée, montre des lèvres régulièrement plissées; leur manteau tacheté de vives couleurs recouvre la coquille; il est hérissé de papilles. Sur nos côtes les *Simnia* ont le corps rose ou rouge et les *Trivia* (« pucelages », « grains de café »), de taille assez réduite, vivent sur les Ascidies.

Heteropoda. Les *Atlanta,* les *Carinaria* et *Pterotrachea* sont adaptés à la vie pélagique. Les petites atlantes, à coquille discoïde, se maintiennent au sein des eaux par



R. Maltini - P. Solaini



R. Maltini - P. Solaini

▲ *Chez les cyprées, ou « porcelaines », le dernier tour de spire de la coquille recouvre tous les autres ; ici,* Cypraea lurida, *commun en mer Méditerranée.* Carinaria *(à droite) possède un pied en carène arrondie et une coquille très fragile ; il est adapté à la vie pélagique.*
▼ *Deux Mesogastropoda : à gauche,* Simnia sp. ; *à droite,* Pterotrachea sp.

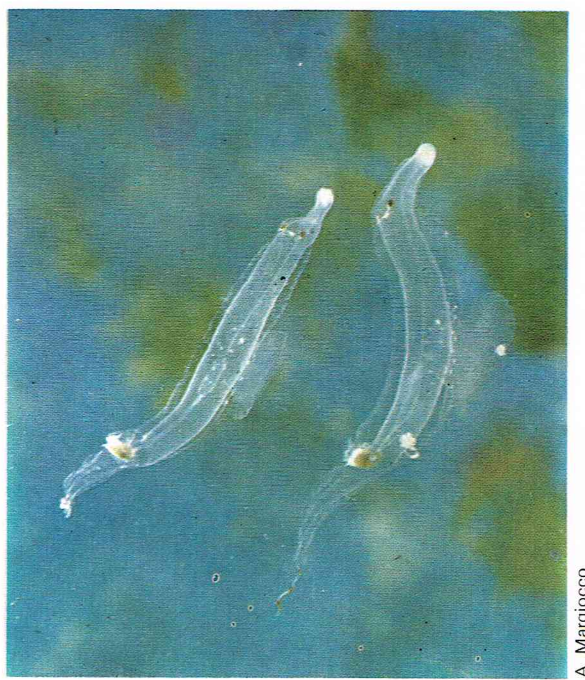
des battements de leur pied qui forme une longue lame très souple. Beaucoup plus grands, fusiformes et transparents, les *Carinaria* et les *Pterotrachea* ont une masse viscérale réduite, recouverte par une très mince coquille chez les premiers. Les branchies baignent largement en pleine eau ; les yeux, complexes, sont dirigés parallèlement au mufle. De l'arrière du corps des *Pterotrachea* part un appendice fin, plus long que le corps et dont on ne connaît pas la fonction.

Naticoidea. Ces Animaux vivent dans le sable, et ont un pied très dilaté dans sa portion antérieure et jusque sur la tête et la coquille chez les natices ; ils se nourrissent de Bivalves (*Donax,* tellines, nucules) dont ils percent la coquille.

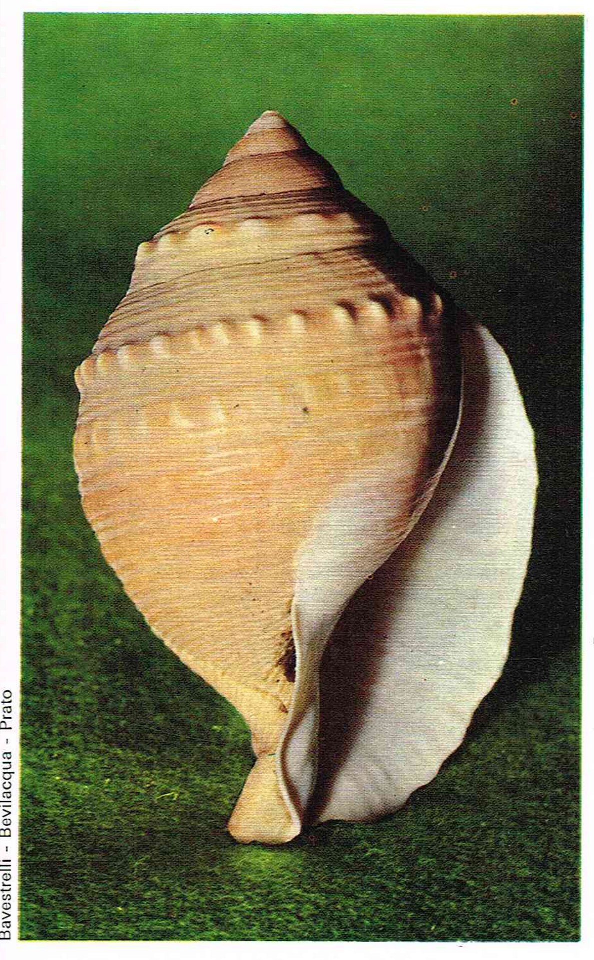
Tonnoidea. Ce sont des Mollusques souvent de grande taille à dernier tour très ample. *Tonna galea (Dolium galea)* injecte par sa trompe très développée une salive toxique contenant de la tétramine qui paralyse les proies. *Cassidaria echinophora* n'est pas très rare en Méditerranée. *Cassis madagascariensis, Cassis cornuta* et les *Cypraeacassis* sont de grandes et belles formes. Les *Cymatiidae* comprennent des espèces à périostracum



G. Relini



A. Margiocco



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



A. Margiocco

pileux et d'autres qui sont très grandes, comme les tritons *(Charonia = Tritonium)*.

▲ *La coquille des Neogastropoda est prolongée par un tube permettant de loger un siphon : à gauche,* Cassidaria echinophora *; à droite,* Murex brandaris *et sa ponte.*

▼ Murex triremis *possède une coquille ornée de longs piquants.*

Ordre des Neogastropoda

Dans ce groupe la coquille est prolongée par un tube siphonal court, long ou très long, logeant un siphon bien différencié. La radula, étroite, comporte rarement plus de trois dents par rangée. Certaines espèces n'en possèdent même plus. Le système nerveux atteint son degré de concentration maximal. Le pénis, toujours du côté droit de la tête, est parfois énorme. Ces Animaux sont carnivores et les procédés qu'ils utilisent pour capturer leurs proies sont variés.

Sous-ordre des Stenoglossa

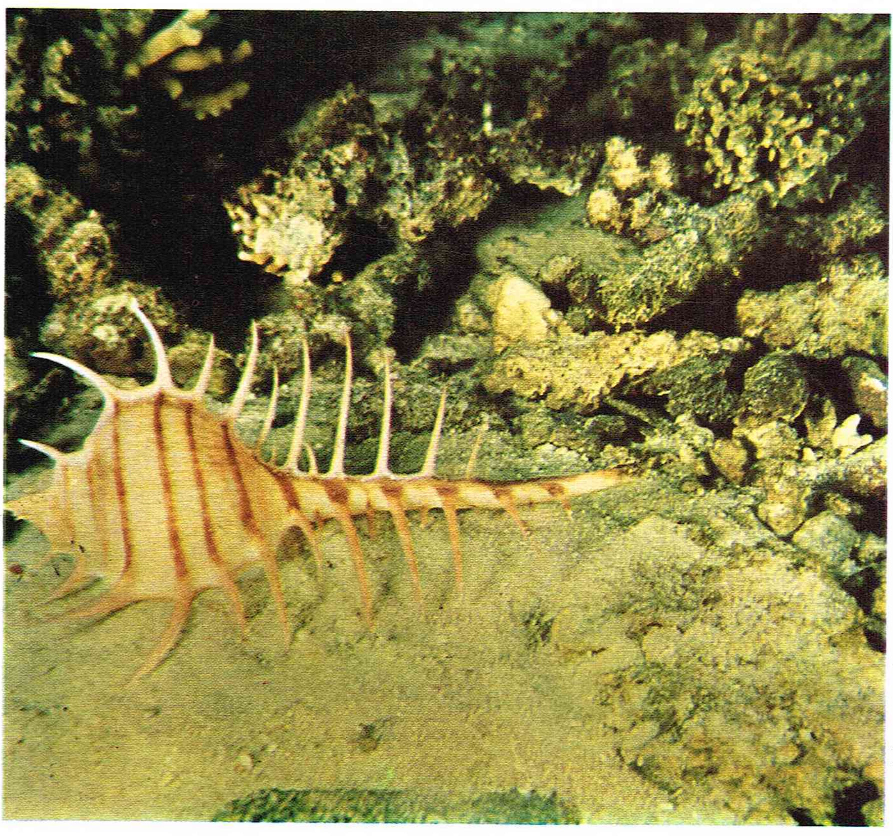
Étudions les trois super-familles de ce groupe :

Muricoidea. Communs en Méditerranée, *Murex brandaris* et *M. trunculus* furent exploités par les Romains pour teindre des tissus. La « pourpre » de l'Antiquité provient d'une sécrétion de la glande hypobranchiale ; d'abord jaune verdâtre, elle devient pourpre au soleil.

L'ornementation du test de plusieurs Muricidae consiste en longues épines *(Murex tenuispina, M. triremis)*, parfois aussi en longues lamelles très plissées, recourbées en gouttière *(M. palmarosae)*. Dans la Manche et l'Atlantique, *Ocinebra erinacea* dénommé « perceur », ou « cormaillot », se nourrit de moules et d'huîtres dont il perce la coquille. *Thais lapillus*, à coquille claire ou à bandes brunes, a les mêmes mœurs. *Magilus antiquus* se laisse emprisonner dans les Madrépores, mais au fur et à mesure de leur accroissement, il élabore un très long tube calcaire qui lui permet de survivre.

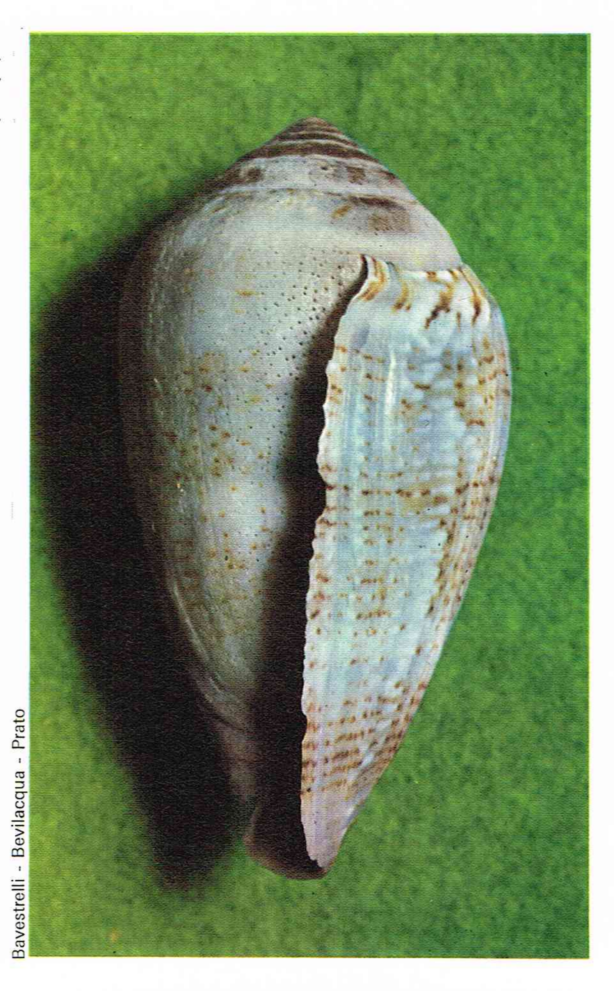
Buccinoidea. Les buccins *(Buccinum undatum)* sont fréquents dans la Manche, en bas de la zone des marées. Les nasses *(Nassarius)* se dirigent vers les cadavres dont elles perçoivent l'odeur à grande distance.

Volutoidea. Ce sont de grandes et belles formes à coquille lisse avec des zébrures sombres, qui vivent dans les mers chaudes. *Voluta musica* vit aux Antilles



R. Maltini - P. Solaini

▶ **Conus mediterraneus** *est l'unique représentant de ce genre en mer Méditerranée; on le rencontre aussi en mer Rouge et de l'autre côté du détroit de Gibraltar.*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

Les harpes *(Harpa major),* lisses, luisantes, ont des ornementations d'une grande élégance.

Sous-ordre des Toxoglossa

Mitres, cônes et Turridae (pleurotomes) sont groupés dans cet ensemble. Les mitres *(Mitra papalis, M. episcopalis)* ont une coquille fusiforme à fond clair et taches de couleur orangée ou brune. Les dessins qui ornent la coquille des cônes, belles formes à ouverture très allongée, sont d'une grande finesse. *Conus (Darionicus) textilis* en est un bon exemple. Plus rare, *C. gloria maris* est aussi la gloire de quelques musées privilégiés. En contrepartie certains cônes sont très venimeux et la liste des victimes de *C. geographus,* de *C. textile* est déjà longue. Les cônes possèdent en effet une glande à venin et des dents radulaires qui peuvent être protractées à bonne distance. Ils sont surtout piscivores et vermivores. Les pleurotomes ont également une glande à venin; les *Terebra* ont une coquille très effilée à tours nombreux et petite ouverture (*Terebra subulata* de l'Indo-Pacifique).



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▶ **Mitra papalis** *présente une coquille tachetée très décorative.*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▶ *A gauche,* **Darionicus textilis,** *un coquillage très coloré de la mer du Japon. A droite, deux Gastéropodes Pulmonés terrestres : en haut, un escargot* **(Helix sp.)** *; en bas, une limace* **(Arion sp.)** *; an, anus; co, coquille; cy, clypeus contenant la coquille rudimentaire; og, orifice génital; or, orifice respiratoire.*

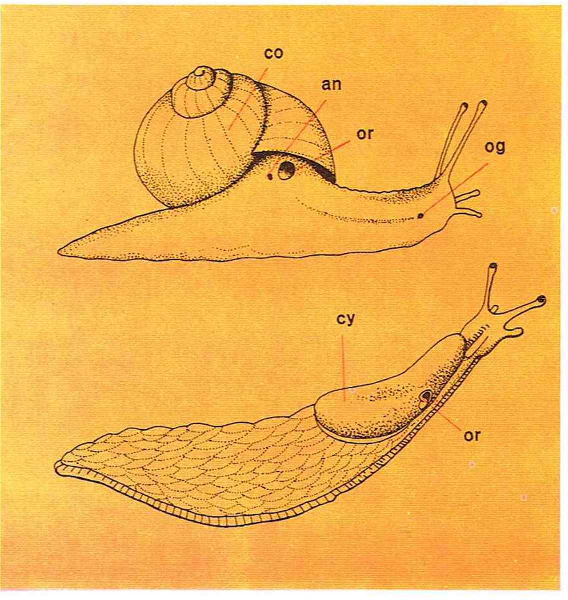
Sous-classe des Pulmonés

Comme les Opisthobranches, les Pulmonés sont euthyneures et hermaphrodites, ce qui explique les similitudes de leur organisation; mais leur originalité réside avant tout dans la présence d'une cavité pulmonaire à plafond très vascularisé qui ne semble pas avoir la même origine que la cavité palléale. En effet elle apparaît chez l'embryon comme une dépression ectodermique qui s'approfondit et demeure ouverte au niveau du pneumostome.

La *coquille,* plus souvent dextre que sénestre, n'atteint pas d'aussi grandes dimensions que chez les Prosobranches; elle peut se réduire et disparaître. Un opercule n'en obture l'ouverture que chez les Amphibolidae. On y distingue : 1° les Basommatophores, aquatiques, dont les yeux se voient à la base des tentacules qui sont rétractiles, mais non invaginables; 2° les Stylommatophores, terrestres, dont la tête porte en arrière de deux tentacules sensoriels deux autres tentacules rétractiles, invaginables, les ommatophores.

La tête plus ou moins nettement délimitée du pied laisse voir fréquemment l'orifice génital sur sa droite s'il s'agit d'une forme dextre, ou sur sa gauche (chez les formes senestres).

La masse viscérale s'enroule en tortillon dans le cas où la coquille est spiralée, mais quand cette dernière a disparu, elle se loge dans le pied. Elle est revêtue d'un manteau apte à créer une cavité palléale *(Ancylus, Chilina)* où se développent chez les espèces aquatiques des branchies adaptatives (siphonaires, *Protancylus, Miratesta*). Le recouvrement de la coquille par le manteau n'est pas exceptionnel et peut aboutir à la fusion des bords palléaux avec persistance d'un orifice palléal et lorsqu'il y a enfoncement de la masse viscérale dans le pied, la coquille s'isole dans une poche coquillière. Cette poche, très vaste, et d'où la coquille a disparu, recouvre tout le dos des *Philomycus.* Le champ palléal des espèces limaciformes demeure bien localisé. La cavité pulmonaire devient complexe chez les *Arion;* elle se ramifie



I.G.D.A.

(chez les Onchidiidae) ou produit un poumon trachéen à fins tubules buissonnants (chez les Athoracophoridae).

L'appareil digestif, plus voisin de la disposition primitive des Basommatophores, se spécialise. Un gésier musculeux précède l'estomac de constitution souvent simplifiée.

Le *cœur* n'a qu'une oreillette placée en avant du ventricule. Le *rein* s'ouvre dans la cavité pulmonaire par une papille ou, dans les formes supérieures, par un uretère.

Le *système nerveux* peut se caractériser dans toute la série des formes par une tendance au raccourcissement de l'anse viscérale ou même à la fusion des centres ganglionnaires. Parmi les organes sensoriels, les yeux sont ceux qui montrent le plus de particularités. Les yeux céphaliques atteignent un haut degré de perfection. Des yeux complexes existent, sur la face dorsale des Onchidiidae.

L'appareil reproducteur comporte une glande hermaphrodite, d'où part un conduit unique qui, parvenu au niveau de la glande de l'albumine, se divise en oviducte et spermiducte distincts, débouchant à l'extérieur par deux orifices, ou encore en voies mâle et femelle unies en un spermoviducte partiellement compartimenté sur sa longueur par deux bourrelets opposés. La partie distale des voies mâles et femelles montre des différenciations multiples : diverticules, glandes, organes copulateurs parfois très complexes.

Ordre des Basommatophores

La coquille spiralée, en nacelle ou en capuchon est toujours présente. Les orifices génitaux sont en général séparés.

Ce groupe comprend des formes exclusivement marines telles que les siphonaires à coquille patelliforme et branchies situées dans une cavité palléale, des formes d'estuaire ou de rivage *(Amphibolidae, Ellobiidae),* ainsi que les « Pulmonés d'eau douce », c'est-à-dire les familles des *Lymnaeidae, Physidae, Planorbidae, Bulinidae, Ancylidae.* Bien qu'aquatiques, ces Animaux respirent en général par leur poumon ; aussi doivent-ils regagner périodiquement la surface pour renouveler leur provision d'air. Lorsqu'ils parviennent au contact de l'air, leur pneumostome s'ouvre largement, s'étale, puis se referme, emprisonnant ainsi une bulle d'air. L'abaissement de la température, en réduisant l'activité métabolique, ralentit beaucoup le rythme de remontées de ces Animaux. Toutefois, des adaptations particulières permettent à quelques-uns de ces Mollusques de rester immergés en permanence. Les planorbes *(Planorbarius corneus)* dont le sang contient de l'hémoglobine semblent tirer un parti plus grand de leur oxygène que les lymnées. La respiration des Ancylidae doit être exclusivement tégumentaire.

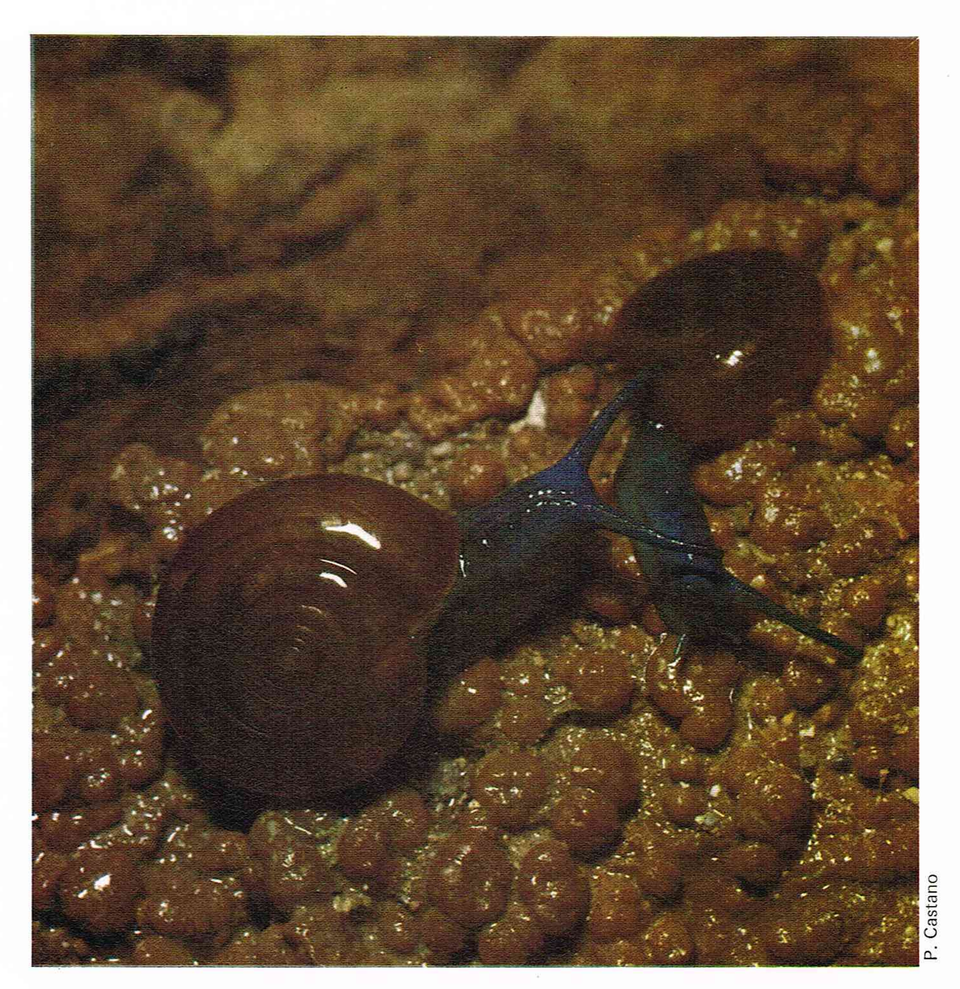
Lymnées, planorbes et bulins hébergent des stades larvaires de dangereux parasites de l'homme et des Animaux domestiques. La bilharziose, due à deux formes de Trématodes, *Schistosoma haematobium* pour la forme vésicale d'Afrique et *S. mansoni* pour la forme intestinale (Afrique, Antilles, Amérique), semble nécessiter le séjour des parasites par des *Bulinus* et par quelques Planorbidae, notamment *Biomphalaria.* La douve du foie, *Fasciola hepatica,* a pour hôte intermédiaire principal une lymnée.

Ordre des Stylommatophores

Les Stylommatophores tous terrestres, bien caractérisés par leurs tentacules oculaires situés en arrière des tentacules sensoriels, sont extrêmement nombreux.

Leur classification, très complexe en raison de l'absence de critères bien définis, utilise dans une large mesure, outre les caractères de la coquille, ceux que peut fournir l'appareil génital : oviducte, utérus, vagin et formations annexes d'une part, spermiducte, prostate, complexe pénial d'autre part. Un sac du dard, des glandes muqueuses dites multifides représentent « l'appareil amatorial » qui contracte des rapports avec les voies mâles et les voies femelles.

Le vagin s'ouvre dans un enfoncement de la paroi du corps, l'atrium (où débouchent le conduit mâle et la glande du dard), ou plus rarement dans le sac du stylet.


P. Castano

▲ **Oxychilus lucidus,** ***un Gastéropode Pulmoné Stylommatophore.***

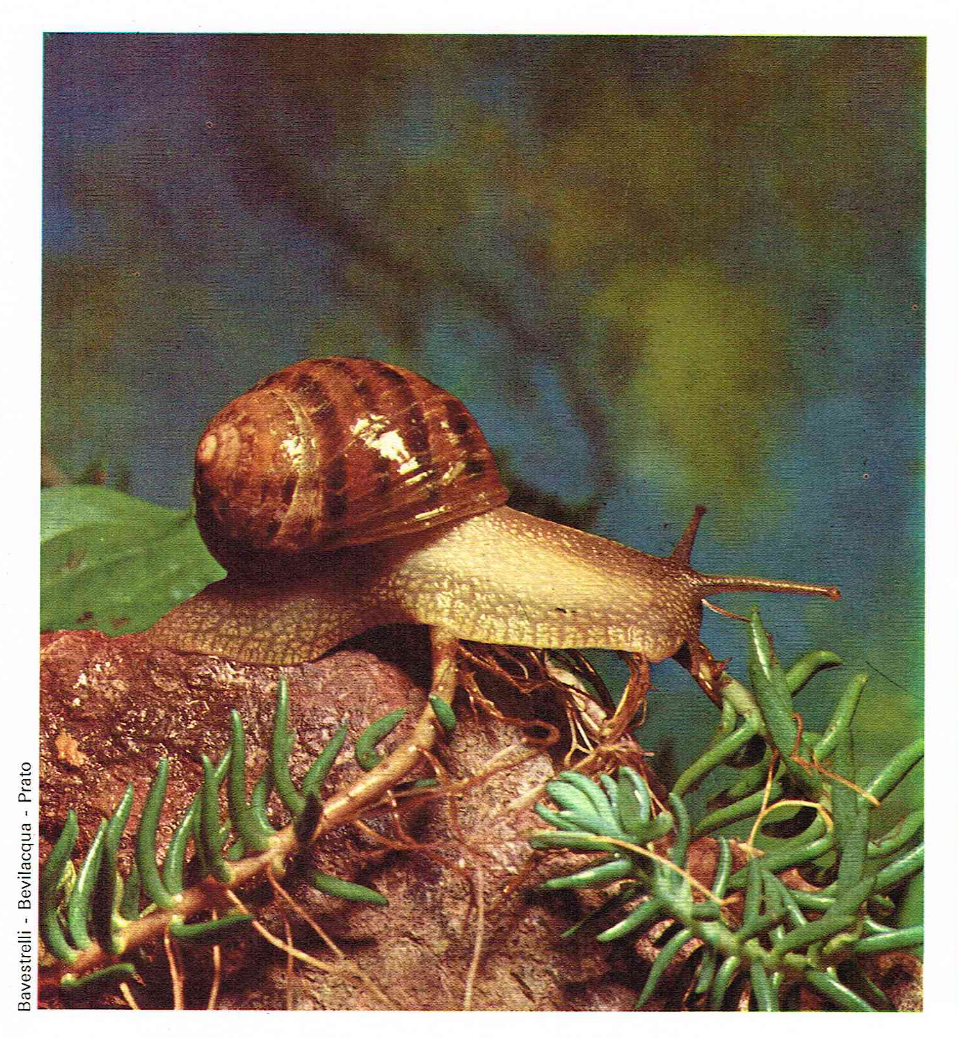
Le sac du dard n'existe pas chez tous les Pulmonés ; il contient un ou plusieurs stylets utilisés lors de la copulation par l'un des conjoints qui l'enfonce profondément dans le pied de son partenaire. Le pénis, dont la définition n'est pas tout à fait la même que chez les Basommatophores, est un tube à paroi musculeuse ouvert dans l'atrium. Sa paroi interne s'orne souvent d'organes excitateurs. Les spermatozoïdes sont expulsés isolément ou plus souvent groupés en *spermatophores.* L'accouplement, précédé de longs préludes, est unilatéral ou réciproque.

Deux groupes très inégaux sont à considérer :

Les *Gymnophila* comprennent les Soléolifères, sans coquille, à manteau couvrant aussi bien la face dorsale que


A. Margiocco

◀ ***Les Pulmonés aquatiques, comme cette lymnée*** **(Lymnaea sp.),** ***doivent rejoindre fréquemment la surface pour faire une provision d'air dans leur cavité respiratoire.***



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



G.S. Giacomelli

▲ ***Trois Gastéropodes Pulmonés Stylommatophores : à gauche,* Helix aspersa *; à droite, en haut, une coquille agrandie de* Helix pisana *; à droite, en bas,* Agriolimax sp.**

les parties latérales. Dans ce groupe qui contient les espèces carnivores *(Rathouisia, Atopos)* se trouvent les *Onchidella,* hôtes de la zone des marées, dont les embryons passent par le stade de larve véligère.

Les *Geophila* rassemblent tous les autres Stylommatophores que l'on classe surtout d'après la disposition du rein, de l'uretère et du pore urinaire. Plusieurs familles telles que les *Pupillidae,* les *Enidae* ou *Bulimulidae* ont une coquille petite ou de taille moyenne. Les *Partulidae,* des îles du Pacifique, sont ovovivipares ; ils vivent sur les buissons ou même sur les arbres. Les *Clausiliidae* n'ont pas d'opercule, mais une lame mobile, le *clausilium,* en tient lieu.

Les *Strophocheilus,* de taille assez grande, pondent des œufs très volumineux. Les succinées vivent dans les pièces d'eau ou sur les Végétaux qui les entourent.

Les *Tracheopulmonata* n'ont plus en guise de coquille que des corpuscules calcaires inclus dans le tégument dorsal. Ils ont un poumon arborescent ou trachéal.

Les *Achatinidae,* de taille parfois importante, sont bien connus ; *Achatina fulica* cause des dommages considérables aux cultures, dans les régions chaudes où on a introduit ce Mollusque en tant qu'Animal comestible.

Les *Arionoidea* à coquille discoïde, carénée ou héliciforme, déprimée, ont des génitalia simples ; mais leur coquille se réduit parfois beaucoup ; le manteau recouvre alors la partie antérieure du corps. *Arion rufus,* la grosse limace commune au bord de nos pièces d'eau, et *Arion ater* sont très fréquents sous nos climats.

La superfamille des *Limacoidea* rassemble des formes à coquille spiralée ou réduite à une plaque calcaire (Limacidés) ou encore à coquille rudimentaire ou absente. *Limax maximus, Agriolimax agrestis,* et *Milax gagates* des régions méditerranéennes nous sont familiers.

Les testacelles appartenant à une superfamille voisine sont très allongées, et portent une petite coquille sur l'extrémité postérieure de leur corps. Ces Animaux voraces, capables de s'enterrer très profondément, pourchassent les lombrics. Les oléacines, également carnivores, s'attaquent à d'autres Pulmonés.

Enfin, la très vaste superfamille des *Helicoidea,* à coquille héliciforme, discoïde, lentiforme, conique ou ovoïde, a une très vaste dispersion. La famille la plus représentative contient nos escargots comestibles : *Helix pomatia,* l'escargot de Bourgogne à grosse coquille claire, et *Cryptomphalus aspersa,* escargot des vignes, ou « petit gris », à coquille flammulée, introduit dans toutes les parties du monde. Tous ces Animaux commettent des dégâts dans les cultures potagères.

▶ ***Un escargot du genre* Helix *en train d'émettre du mucus.***

A. Margiocco



H. Chaumeton - Jacana

▲ **Elysia viridis,** ***petite forme du haut de la zone des marées, dont le tégument héberge des Algues symbiotiques unicellulaires, est un exemple d'Opisthobranche sans coquille, devenu secondairement symétrique. Toutefois, la situation antérieure et latéro-dorsale de l'anus témoigne de la réalité de la torsion, phénomène qui n'a guère laissé d'autre indice.***

Sous-classe des Opisthobranches

Les Opisthobranches n'ont aucun représentant adapté à la vie sur terre. Bien qu'elle soit assez nettement délimitée, cette sous-classe est très diversifiée. Les tendances évolutives y sont très marquées de sorte qu'il est bien difficile de fournir un plan d'organisation de valeur générale.

L'un des caractères les plus importants concerne la position relative du cœur qui, dans son péricarde, comprend en général en avant de la branchie un ventricule antérieur par rapport à l'oreillette ou placé sur sa gauche. L'euthyneurie est évidente, bien que certaines formes inférieures conservent un système nerveux typiquement streptoneure.

L'aspect de la tête peut être très modifié par le développement d'un fort « bouclier céphalique » et par les rhinophores qu'elle porte parfois. Le pied lui-même s'adapte de plusieurs façons à la natation, mais en général il demeure un organe de reptation développé à des degrés divers. Le manteau conserve parfois ses caractères ; toutefois il est assez fréquemment remplacé par un *notum*. La cavité palléale parfois développée abrite une cténidie, une glande hypobranchiale, l'anus et le néphroprocte. Elle devient virtuelle dans des groupes entiers, ce qui entraîne la disparition de la branchie et son remplacement par des branchies de néoformation, localisées en certains points du corps, ou par des papilles dorsales. Plusieurs familles ne possèdent pas de formations pouvant être interprétées sûrement comme des organes respiratoires, mais il est certain que la respiration peut être exclusivement tégumentaire.

La *coquille,* solide ou fragile, est spiralée, dextre ou sénestre, ou ovoïde, patelliforme, conique, réduite et incluse dans le manteau, ou absente. Elle comprend deux valves chez *Berthelinia* et devient aberrante dans le groupe des Thécosomes pélagiques. L'opercule est assez rarement présent.

L'*appareil digestif,* adapté à des régimes alimentaires variés, différencie un jabot, un gésier à plaques masticatrices dites « gésiales » et un estomac qui, bien que parfois assez spécialisé, semble n'être qu'un lieu de transit des aliments vers la glande digestive. Mais en relation avec les régimes alimentaires différents, les organes de préhension des aliments, la radula et d'autres formations annexées à la bouche ou au pharynx deviennent très spécialisés. La situation de l'anus sur le côté droit du corps, ou en arrière et dans le plan médian, pourrait résulter d'un processus de détorsion.

L'*appareil reproducteur* atteint un très haut degré de complexité chez bien des Opisthobranches. Le conduit mâle relié à une prostate aboutit à un pénis situé du côté droit du corps. L'oviducte, qui se complique d'une glande de l'albumine et de glandes nidamentaires, s'ouvre à l'extérieur par un orifice placé en arrière du pénis (il y a alors diaulie), mais lorsque le conduit hermaphrodite aboutit à un orifice commun (monaulie), les spermatozoïdes sont dirigés vers l'organe copulateur mâle par un sillon séminal cilié. Lorsque l'orifice de l'oviducte et le vagin sont distincts il y a triaulie.

Le *système nerveux* montre une évolution remarquable, car tous les intermédiaires existent entre le système nerveux à anse viscérale longue et ganglions bien distincts et celui de certains Nudibranches où les ganglions du collier œsophagien fusionnent en une masse unique avec ceux de l'anse viscérale. Les yeux, contrairement à ceux des Prosobranches, sont en général enfoncés dans le tégument et réduits. Quelques espèces en seraient dépourvues. Les « organes de Hancock » propres aux Opisthobranches doivent être gustatifs ou olfactifs. Ils se localisent aux côtés du bouclier céphalique. Il se pourrait qu'ils soient à l'origine des rhinophores, organes sensoriels développés en arrière des tentacules.

A deux exceptions près, *Strubellia paradoxa* et *Acochlidium amboinense,* qui peuvent exister en eau douce,



G. S. Giacomelli



M. Bavestrelli - C. Bevilacqua - S. Prato

▲ *A gauche,* **Flabellina affinis** *: la spécialisation de la tête entraîne l'existence de rhinophores consistant en deux tentacules céphaliques porteurs de cellules sensorielles à fonction chimioréceptrice. A droite,* **Aplysia rosea.**

les Opisthobranches vivent sur les fonds marins ou dans le plancton et sont surtout nombreux dans les mers chaudes. Peu d'espèces habitent les eaux saumâtres.

Ordre des Cephalaspidea

La coquille, bien constituée chez les *Acteon, Hydatina, Bulla,* régresse plus ou moins dans plusieurs familles. Sur la tête se différencie un bouclier céphalique bien délimité, saillant, où les yeux ne sont pas toujours très visibles. La branchie est ici un repli du feuillet interne du manteau qui se plisse parfois énormément, surtout chez *Acera (Akera)*. Sa situation par rapport au cœur, au rein et à l'anus semble représenter divers stades de la détorsion et du changement du cœur. Dans le gésier, aux plaques gésiales peuvent s'ajouter des denticules.

L'organisation de l'*Acteon* est très proche de celle des Prosobranches. Les *Bulla,* à coquille ovoïde, se trouvent dans presque toutes les mers; leur pied n'a plus d'opercule. *Gastropteron* est un bon nageur grâce à son pied modifié en larges parapodies. On trouve sur nos côtes des *Scaphander* et des *Philine*.

Ordres des Runcinacea et des Acochlidiacea

Ces deux ordres comprennent de petites formes; *Philinoglossa* n'a qu'un millimètre de long.

Ordre des Sacoglossa

Outre *Berthelinia* à coquille bivalve, on classe chez les Sacoglosses *Lobiger*, aux parapodies allongées en deux paires de longues lames natatoires, *Oxynoe* et des formes telles que *Hermaea, Stiliger, Alderia,* à papilles dorsales foliacées ou fusiformes qui manquent chez *Elysia* et *Limapontia*. La radula des Sacoglosses se réduit à la série des dents rachidiennes, mais les dents usées, au lieu d'être éliminées comme ailleurs, s'accumulent dans un cæcum placé en avant de l'odontophore.

Ordre des Aplysiacea

D'assez belle taille, les aplysies, qui présentent une tête allongée suivie d'une portion viscérale plus dilatée, sont bien caractérisées par leurs larges parapodies qui, en ondulant, leur permettent de nager. Inquiétées, elles rejettent une sécrétion violacée bien connue. Leur accouplement que l'on peut observer au printemps, du fait de la réciprocité des fonctions, donne lieu à la constitution de chaînes d'une dizaine d'individus dont seuls les extrêmes n'assurent qu'une fonction. Les *Dolabella* et les *Dolabriferidae* vivent dans les mers chaudes. Les *Notarchus,* de Méditerranée, effectuent de légers sauts par expulsion brusque de l'eau de leur cavité palléale.

Ordre des Pleurobranchacea (Notaspidea)

Trois types d'Animaux constituent cet ordre : les *Umbraculidae* et les *Tylodinidae,* à coquille externe, ainsi que les *Pleurobranchidae,* dont la coquille est externe, interne ou absente. L'ombrelle de la Méditerranée *(Umbraculum mediterraneum)* se reconnaît à son énorme pied verruqueux arrondi et à sa coquille surbaissée d'où émerge une grande branchie. Bien que

▼ *Mollusques appartenant à la sous-classe des Opisthobranches : à droite,* **Umbraculum mediterraneum** *; à gauche,* **Glossodoris valenciennesi,** *dépourvu de coquille.*

G. S. Giacomelli





G.S. Giacomelli

cette espèce ponde à chaque saison plus de dix millions d'œufs, il semble qu'elle soit en voie de disparition. Les tylodines, de Méditerranée, ont un corps jaune soufré et une coquille patelliforme. Le « pleurobranche » *Berthella plumula* n'est pas rare dans la Manche.

On a longtemps groupé tous les Mollusques planctoniques possédant des nageoires sous la dénomination de « Ptéropodes ». Or ces Animaux se répartissent en deux ordres distincts : les Thécosomes, dérivés des Cephalaspidea, et les Gymnosomes, certainement apparentés aux Aplysiacés.

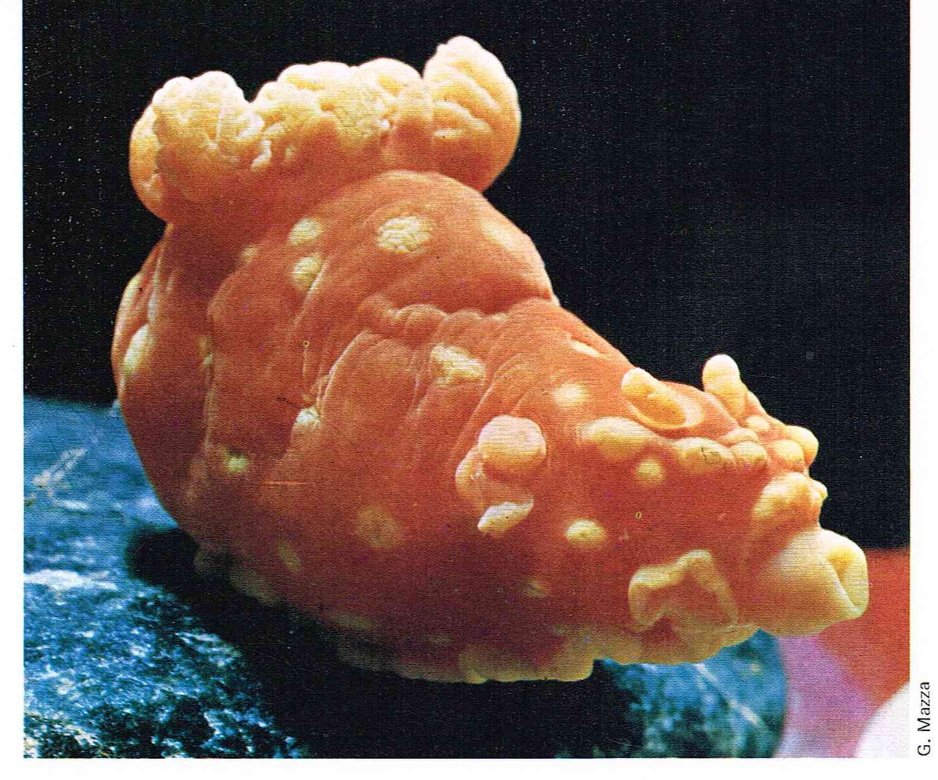
Ordre des Thecosomata

Chez les *Euthécosomes*, le pied, ventral, se situe en arrière de la nageoire qui consiste en deux lobes latéraux; la coquille est spiralée, ou très modifiée. Les Euthécosomes ont leur pied déplacé vers l'avant et différencié en une trompe plus ou moins longue; la nageoire insérée ventralement par rapport au pied s'étale en une pièce unique. Les petits *Spiratella* ont conservé une coquille spiralée, mais le test des *Diacria* et *Cavolinia* semble formé par l'accollement de deux valves lisses, striées, ou costulées. Les *Creseis* à coquille subulée abondent dans le plancton.

Parmi les *Pseudothécosomes*, *Cymbulia peroni* est l'une des formes dotées d'une pseudoconque, qui est d'ailleurs très élégante. *Corolla* et *Gleba* lui sont apparentés. *Desmopterus* ne possède plus aucun test. Les Pseudothécosomes, au corps presque transparent, sont de très belles créatures adaptées à la vie pélagique.

Ordre des Gymnosomata

L'adaptation encore plus poussée à la vie pélagique se retrouve chez les Gymnosomes dont le corps fusiforme et plus robuste reste de dimensions plus petites. La cavité palléale a disparu, mais des plissements tégumentaires doivent correspondre à des branchies de néoformation. Les organes de préhension des proies sont particulièrement remarquables. Le vestibule buccal s'évagine en une trompe simple ou complexe pouvant porter une mâchoire et des « sacs à crochets », sortes de dépressions d'où émergent des dizaines de crochets longs et fins. Lorsque la trompe est relativement peu développée, elle porte à sa base des « cônes buccaux ». La trompe des *Cliopsidae* atteint deux ou trois fois la longueur du corps; celle de *Pneumoderma atlanticum* porte une gigantesque paire de « bras à ventouses » rappelant ceux des Céphalopodes. Seul le bras médian est développé chez *Pneumodermopsis canephora* et porte une unique ventouse qui est énorme. A l'état de repos toutes ces productions sont ramenées à l'intérieur de la région céphalique. Les cliones *(Clione limacina)* se groupent fréquemment en essaims; leur corps mesure de 30 à 40 mm de long; communs en mer du Nord et dans l'Arctique, ils sont consommés par les baleines. Dans l'Antarctique, cette espèce est remplacée par *C. antarctica*.



G. Mazza

▲ *Les Nudibranches, de couleurs très variées, dépourvus de coquille à l'âge adulte, présentent sur leur dos des papilles ou productions arborescentes à fonction respiratoire.*

Ordre des Nudibranchiata

En dépit de nombreuses différences d'organisation, les Nudibranches constituent un ensemble de Gastéropodes que l'on peut répartir en quatre catégories relativement homogènes dont Odhner a fait quatre ordres : Doridacea, Dendronotacea, Arminacea, Aeolidiacea. Tous marins et dépourvus de coquille à l'état adulte, ces Animaux ont l'aspect de limaces. Leur pied est presque toujours aplati en sole et leur notum est nu ou papilleux. La tête porte des tentacules et des rhinophores. Les organes respiratoires sont représentés par de vraies branchies ou par des lamelles latérales, des papilles ou des productions arborescentes. La glande digestive est massive ou ramifiée; ses diverticules peuvent s'introduire jusque dans les rhinophores et les papilles dorsales. L'anus est médio-dorsal ou sur le côté droit.

Nous considèrerons les quatre groupes de Nudibranches comme des sous-ordres :

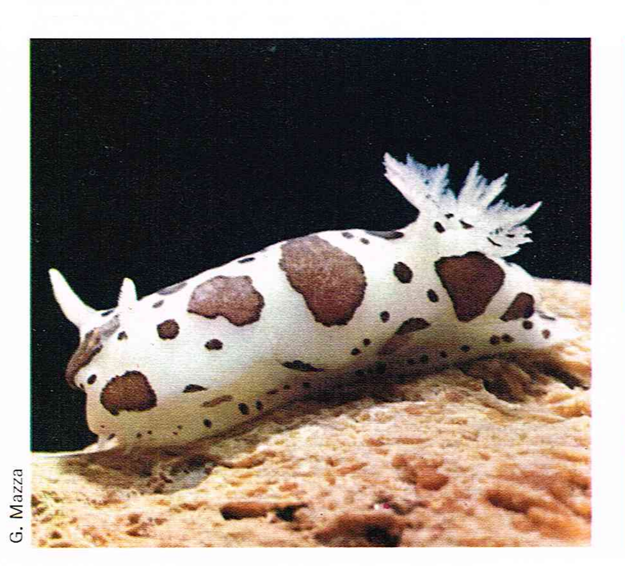
Les *Doridacea* ont un corps plutôt aplati; il porte des branchies médio-dorsales disposées en rosette autour de l'anus. *Doris verrucosa, Chromodoris elegans* et *Archidoris tuberculata* vivent sur nos côtes.

Les *Dendronotacea* comprennent *Tethys leporina* qui porte un large velum antérieur, et les *Phylliroe* pélagiques à corps comprimé latéralement et scintillant à l'obscurité.

Les *Arminacea* montrent des lamelles branchiales sous le notum qui est souvent sculpté longitudinalement.

Les *Aeolidiacea* portent des papilles dorsales disposées en séries ou en groupes. Le corps mince est extrêmement allongé chez plusieurs espèces. *Aeolidia papillosa*, de couleur chamois, est commun au printemps sur toutes nos côtes.

▼ *A gauche,* **Peltodoris atromaculata** *; à droite,* **Aeolidia papillosa**, *représentant du groupe des Aeolidiacea, chez lequel les appendices respiratoires fusiformes sont disposés, selon les espèces, de chaque côté du dos ou sur toute sa surface.*



G. Mazza



J. H. Tashjian

▶ **Pecten jacobaeus,** ***dont les valves présentent latéralement des ailes ou « auricules ».***



G. Mazza

BIVALVES OU LAMELLIBRANCHES

Très largement répandus dans les mers, les eaux saumâtres et douces, les Bivalves sont des Animaux à symétrie bilatérale dont le corps est enclos dans deux valves calcifiées, mobiles autour d'un axe dorsal, la *charnière*. Leur respiration s'opère au niveau des branchies, sauf dans l'ordre des Septibranches où ces organes très fragiles sont remplacés par un septum percé de pores inhalants. Leur régime est microphagique, leur fécondation en général externe.

Organisation générale

La *coquille*. Quelle que soit la position de l'Animal sur son substrat, la coquille a une valve droite et une valve gauche. Au niveau de la charnière, un ligament dur mais élastique, fixé sur une partie du bord dorsal des valves, tend à écarter les valves l'une de l'autre. Leur rapprochement jusqu'à fermeture complète est provoqué par la contraction de deux muscles adducteurs insérés par leurs extrémités sur leur face interne, ou par un seul muscle. Ces valves, très réduites chez les tarets et surtout chez les « arrosoirs », ne disparaissent jamais. Elles se compliquent de plaques surnuméraires dans le groupe des Adesmacés où le ligament fait défaut.

La charnière porte des dents dont la forme, le nombre et l'agencement doivent traduire l'existence de lignées définies. Six types sont ainsi caractérisés. Le type *taxodonte* comporte des dents nombreuses, toutes semblables, ce qui n'est pas le cas pour le type *hétérodonte* où trois dents cardinales au maximum se localisent sous les sommets, ou umbos. Dans le type *schizodonte,* le plateau cardinal est divisé en deux moitiés symétriques. La charnière *isodonte,* où la fossette ligamentaire sépare de chaque côté une dent et une fossette, est robuste. Les dents sont plus réduites dans les types *desmodonte* et *dysodonte*. Les valves grandissent avec le manteau; elles sont engendrées sous la forme de surfaces spirales logarithmiques.

La forme des valves diffère beaucoup suivant les genres considérés; des ailes, ou « oreillettes », se développent chez les *Malleus,* les Aviculidés, les *Pecten.* Ces valves sont lisses, luisantes, parfois colorées par des pigments (composés pyrroliques, chromoprotéines, porphyrines, dérivés de la mélanine), ou montrent des stries, des côtes simples ou entrecroisées, des tubercules, des épines, des lobes, des festons. Celles des tarets et des pholades sont hérissées de denticules propres à user ou forer le bois ou la vase compacte. Celles de *Tridacna gigas* atteignent 137 cm de long. Le poids de telles valves serait de l'ordre de 250 kg.

Morphologie. Extrait de ses valves, le corps d'un Bivalve apparaît recouvert sur ses deux faces par deux larges replis du manteau, l'un sur la face droite, l'autre sur la face gauche. Ces lobes palléaux, libres à la face ventrale ou fusionnés, enclosent la cavité palléale où se trouvent, outre le pied médian, deux branchies lamelleuses, striées, enserrées entre le pied et le manteau. En avant du pied, à l'extrémité antérieure du corps, s'ouvre la bouche entourée de quatre palpes labiaux striés. Les formes à lobes palléaux fusionnés montrent en arrière deux siphons, tubes courts ou longs donnant accès à l'eau (siphon inhalant) ou permettant sa sortie (siphon exhalant).

Le manteau engendre le ligament par sa face dorsale et la coquille par toute sa surface; son bord porte des papilles, des tentacules ou même des yeux *(Pecten)*. Il est creusé sur toute sa longueur de deux sillons qui délimitent trois bourrelets. Du fond du sillon externe naît le périostracum, couche la plus externe de la coquille sous laquelle sont élaborées les couches calcaires de l'ostracum et de l'hypostracum. Une très mince couche d'un fluide extrapalléal, siège de la calcification, s'interpose entre le manteau et l'hypostracum.

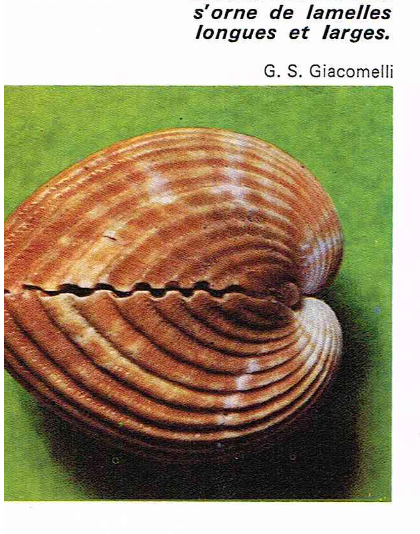
Dans certaines circonstances, telles que la présence de parasites ou de menus grains de sable au niveau du manteau, celui-ci réagit en produisant autour du corps étranger un massif de cellules qui s'organise en « sac perlier ». De très minces couches de nacre, de calcite ou d'aragonite, de conchyoline se déposent alors autour du « noyau ». Plusieurs Bivalves, Unionidés, moules, huîtres, *Pinna, Pecten* produisent des perles; les plus recherchées sont les perles de nacre des pintadines ou huîtres perlières des mers chaudes. Les perles dites « de culture » sont obtenues au Japon : un petit noyau de nacre entouré d'un fragment d'épithélium palléal est greffé dans le manteau. Il y détermine l'élaboration de couches de nacre superposées, mais ces perles sont moins appréciées que les perles naturelles.

Le pied est un organe musculeux, comprimé latéralement, très développé chez les Bivalves fouisseurs, réduit ou nul chez ceux qui ne se déplacent pas (huîtres adultes). Pour s'enfouir dans un sédiment meuble, un Bivalve y introduit son pied qui, par étalement de l'extrémité et afflux de sang, s'y ancre et attire l'Animal en profondeur. De brusques contractions du pied permettent parfois le « saut ». Le pied de la moule, qui a perdu toute fonction locomotrice, élabore par une glande byssogène les filaments résistants du byssus, qui se fixent aux roches.

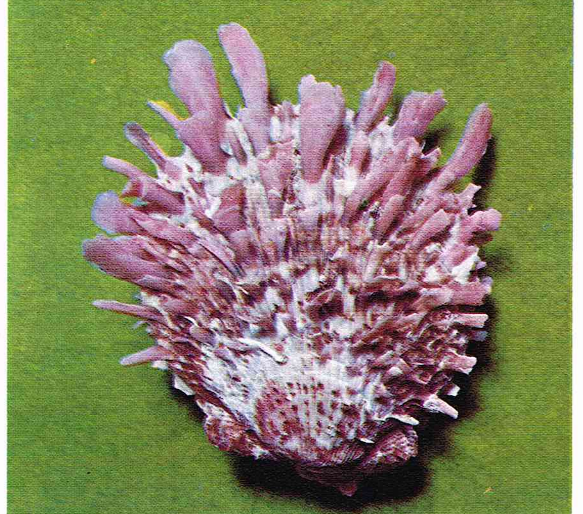
Les deux lames branchiales qui, à droite et à gauche du pied, forment une branchie s'insèrent au fond du sillon palléo-pédieux sur un axe vasculaire parcouru par deux vaisseaux sanguins. Cet axe porte de très nombreux filaments branchiaux solidaires les uns des autres grâce à des jonctions ciliaires soutenues par leurs faces latérales. Dans les cas les plus simples, ces filaments sont courts et larges, mais le plus souvent ils se disposent en deux lames, l'une interne contre le pied, l'autre externe contre le manteau. Les filaments se recourbent brusquement, puis remontent vers l'axe vasculaire, du côté interne pour la lame interne, du côté externe pour la lame externe, de sorte que la section transversale d'une branchie prend l'aspect d'un W. Une branchie se trouve donc formée de deux lames qui ne sont pas toujours symétriques par rapport au plan vertical passant par l'axe vasculaire, chaque lame étant constituée d'un feuillet

▼ ***A gauche,*** **Cerastoderma edule** ***dont la coquille à côtes simples souligne la parfaite symétrie des valves. A droite,*** **Spondylus princeps** ***(Californie), un autre Bivalve dont le test s'orne de lamelles longues et larges.***

G. S. Giacomelli



M. Bavestrelli - C. Bevilacqua - S. Prato



direct, et d'un feuillet réfléchi. Lorsque les extrémités des feuillets réfléchis s'accolent aux parois du pied et du manteau, la cavité palléale se trouve subdivisée en deux chambres.

La surface des branchies porte plusieurs catégories de cils spécialisés qui déterminent des courants orientés. L'eau est ainsi constamment renouvelée ; en outre, les micro-organismes du plancton sont conduits aux palpes, et de là à la bouche ; les corpuscules sans utilité sont rejetés. L'eau admise dans la cavité palléale par la fente palléale ventrale ou par le siphon inhalant passe entre les filaments, où circule le sang, et de la chambre infra-branchiale elle pénètre dans la chambre suprabranchiale d'où elle ressort par un orifice exhalant ou par le siphon exhalant.

Chez les Septibranches, le septum à pores ciliés a les mêmes fonctions que la branchie ; il divise la cavité palléale en cavité infraseptale et cavité supraseptale.

Outre leur fonction respiratoire et alimentaire, les branchies sont, dans certains groupes, des organes incubateurs. Les embryons peuvent s'y développer jusqu'à un stade avancé (Unionidés, certaines huîtres).

Appareil digestif. Cet appareil est parfaitement adapté au régime microphagique. De la bouche part un œsophage cilié, ouvert dans un estomac relativement simple chez les formes inférieures, mais très perfectionné ailleurs. Un ou plusieurs canaux font communiquer cet organe avec les diverticules digestifs, qui occupent une grande partie de la masse viscérale.

Dans l'estomac se situent des zones ciliées, véritables aires de triage des particules, des dépressions ou des sillons ciliés. A son extrémité, une fine baguette hyaline, le stylet cristallin, tourne sans fin dans un cæcum et bute contre une cuticule gastrique. Après le tri au niveau des aires de triage, les particules nutritives enrobées dans des filets muqueux suivent certains trajets ; elles sont entraînées vers le stylet cristallin, puis réduites et acheminées vers les diverticules digestifs. La digestion est en partie extracellulaire dans l'estomac où existent des enzymes et en partie intracellulaire, après phagocytose dans les diverticules digestifs. Les matériaux digérés sont ensuite repris par des amibocytes qui les distribuent à l'organisme. Les déchets sont éliminés par un sillon cilié.

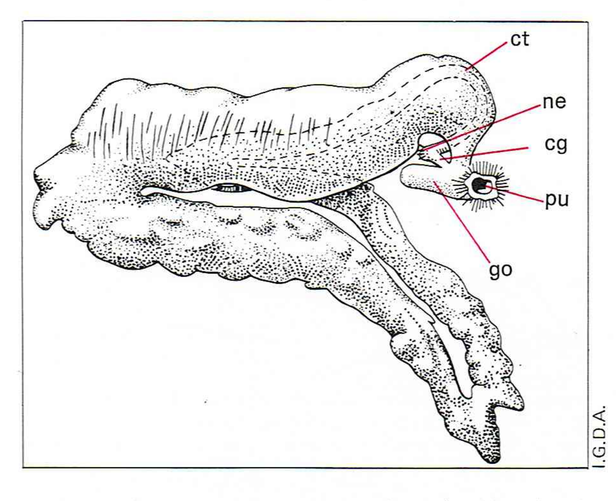
Appareil circulatoire. Il est assez uniforme, mais parfois dédoublé ; il se simplifie chez les Septibranches. Le cœur, placé vers le haut de la masse viscérale, entouré par le péricarde, se voit en général par transparence. Il est le plus souvent formé d'un ventricule médian et de deux oreillettes latérales. Du ventricule partent deux aortes, l'une antérieure, l'autre postérieure, d'où se détachent les différentes artères qui aboutissent à des lacunes, ou sinus, car il n'y a pas de système capillaire individualisé.

Sous la pression du sang artériel, le sang des sinus est repoussé dans les veines et revient aux oreillettes. Le sinus veineux (le plus important) se trouve au-dessous du complexe rénopéricardique ; une notable partie du sang y circule, gagne le rein, puis les branchies par des vaisseaux branchiaux afférents. Le retour au cœur du sang hématosé s'effectue par des veines branchiales efférentes. Mais ce circuit n'est pas unique. Quelques espèces d'huîtres possèdent des cœurs accessoires au niveau du rein, ou des vaisseaux contractiles.

Le sang contient très rarement de l'hémoglobine (arches, *Glycymeris*) ; on y reconnaît plusieurs catégories d'amibocytes.

Appareil excréteur. On admet que le cœlome des Mollusques se réduit à la cavité péricardique et à la glande génitale avec laquelle elle communique, et que les reins, ou organes de Bojanus, dérivent de la portion péricardique. En fait ils consistent essentiellement en un conduit excréteur ouvert dans le péricarde par un entonnoir cilié. Cette portion excrétrice est irriguée par du sang veineux. L'urine provient du liquide péricardique déjà chargé de substances excrétées par les glandes péricardiques. Sa composition se trouve modifiée du fait des échanges qui ont lieu entre lui et le sang veineux, lors de la traversée du rein. Le rein, où l'on n'a pas reconnu la présence d'acide urique, participe avec le tégument et le tube digestif à l'osmorégulation.

Système nerveux. Ce qui caractérise ce système disposé de façon symétrique, c'est le rapprochement, voire même la fusion des ganglions cérébroïdes et pleuraux du même côté. Il s'ensuit la formation de ganglions cérébro-pleuraux



◀ *Schéma de la néphridie de* **Nuculana minuta** *vue du côté gauche : ct, conduit transversal ; ne, néphrostome s'ouvrant dans le péricarde ; cg, conduit gonopéricardique ; pu, pore urogénital ; go, gonoducte.*

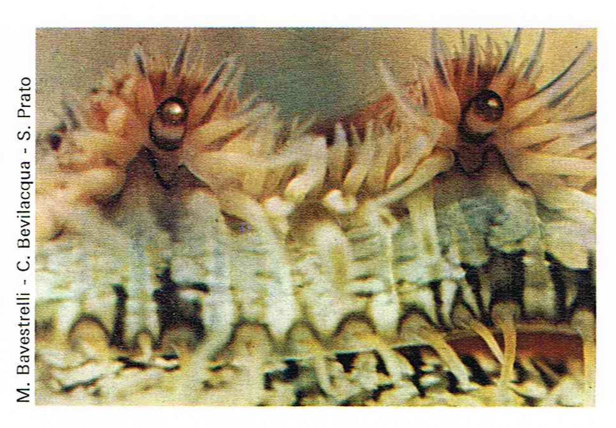
reliés, sauf dans certains genres *(Nucula, Nuculana)*, aux ganglions pédieux par un seul connectif de chaque côté. L'anse viscérale porte une paire de ganglions viscéraux qui semblent être assez complexes chez les pectens et les spondyles. Dans le système périphérique il existe quelques variantes ; elles sont en rapport avec l'existence des siphons, la réduction de la paire de muscles adducteurs à un seul muscle, le degré de développement du pied, de l'appareil byssogène.

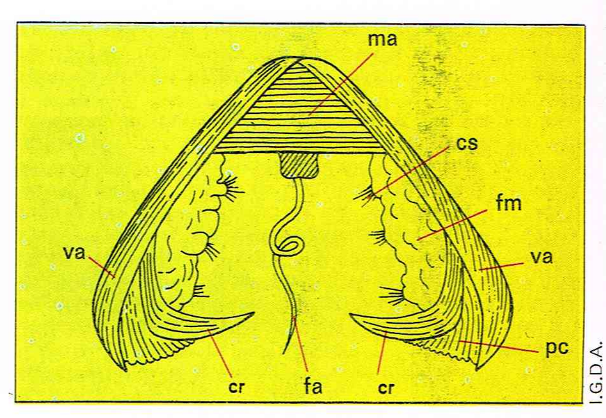
Organes sensoriels. L'absence d'yeux et de tentacules céphaliques semble compensée dans une certaine mesure par le développement de récepteurs sensoriels répartis en divers points du corps. On doit noter que les Bivalves sédentaires n'ont pas à rechercher leur nourriture, car la perfection des mécanismes ciliaires ne nécessite ni orientation, ni déplacement, en dehors d'une éventuelle harmonisation de leur position par rapport à la direction des courants.

Les statocystes sont toujours présents. Des photorécepteurs de divers types sont développés dans quelques groupes. Ce sont des yeux composés, à ommatidies, tels qu'en porte le bord du manteau des arches, des yeux invaginés complexes *(Lima)*, des yeux branchiaux à couche pigmentée et à cristallin (*Pteria*, Modioles) et les yeux à cavité close des pectens et des *Cardium*. Ceux des pectens, régulièrement répartis au bord du manteau, portés par un pédoncule, sont les plus complexes. Ils

◀ *Schéma d'un Mollusque Bivalve ouvert : pl, palpe labial ; bo, bouche ; mr, muscle rétracteur antérieur du pied ; cc, connectif cérébropédieux ; cv, connectif cérébro-viscéral ; re, rein ou organe de Bojanus ; mp, muscle rétracteur postérieur du pied et du byssus ; cg, conduit génital ; go, gonades ; ma, membrane anale ; pd, pied ; sp, sillon pédieux ; by, byssus ; bm, bord du manteau ; mv, masse viscérale.*

▶ *A gauche,* Pecten jacobaeus *(détail) : les yeux régulièrement répartis au bord du manteau sont de structure très complexe. A droite, schéma de la larve glochidium d'*Anodonta *: ma, muscle adducteur embryonnaire ; cs, cils sensoriels ; fm, faux manteau ; va, valve de la coquille ; pc, prolongement de la coquille ; fa, filament adhésif ; cr, crochet.*





sont recouverts d'un épithélium pigmenté, sauf au niveau de la cornée, et contiennent un globe oculaire à cristallin lentiforme placé sous cette dernière, puis au-dessous une formation vésiculeuse qui représente l'appareil photosensible. Le fond de la vésicule est tapissé de cellules très pigmentées, au-dessus desquelles est tendue une membrane réfléchissante, le *tapetum*. La partie supérieure de la vésicule est occupée par une double couche de cellules rétiniennes inversées. L'innervation de la vésicule se fait par deux branches d'un nerf oculaire. Les yeux des *Cardium* sont portés par des tentacules du bord des siphons. D'autres organes sensoriels existent parfois en différents points du tégument. L'osphradie n'est pas souvent présente (arche, *Pecten*).

L'*appareil reproducteur* des Bivalves est très simple. Les gamètes, toujours de petite taille et fort nombreux, se différencient dans des gonades paires constituées de glandes acineuses ramifiées dans la masse viscérale, et même dans le manteau (moule). Leur évacuation se fait par les gonoductes, ou au travers des reins. La fécondation est le plus souvent externe.

De nombreux Bivalves sont gonochoriques, mais ils ne présentent aucun dimorphisme sexuel. Seuls, de ce point de vue, les Unionidés semblent faire exception car les valves des femelles sont souvent plus renflées que celles des mâles. Les gonades des deux sexes peuvent être différemment colorées.

Reproduction

L'hermaphrodisme, anciennement reconnu dans un nombre restreint d'espèces, est beaucoup plus fréquent qu'on ne l'avait pensé, mais d'une façon générale il n'est pas aisé de le mettre en évidence en raison de la labilité du sexe. Il est simultané ou successif, avec maturation asynchrone ou distincte. Lorsqu'il est simultané *(Pecten irradians)*, spermatocytes et ovocytes évoluent côte à côte, dans un même follicule, et l'autofécondation n'est pas exclue. Il y a hermaphrodisme successif à maturation asynchrone chez l'huître plate de nos côtes *(Ostrea edulis)* et chez quelques autres espèces. L'Animal se montre d'abord en phase mâle, mais dans sa gonade, avant même la fin de la spermatogenèse, se déroule l'ovogenèse. La protérandrie est encore plus accentuée chez l'huître du Japon, *Crassostrea gigas,* où la phase femelle n'apparaît qu'après l'achèvement de la phase mâle. A l'échelle des populations, la sexualité de cette espèce offre des aspects inhabituels car, outre des mâles vrais et des femelles vraies, existent des individus ambisexués à l'origine, qui évoluent de façons très différentes, pouvant changer de sexe plusieurs fois au cours de leur existence.

La libération des gamètes n'a lieu qu'au-dessus d'un certain seuil de température, variable avec les espèces. On a prouvé que des gamones émises au cours de l'éjaculation ou de la ponte déclenchaient l'émission des gamètes de l'individu de l'autre sexe. L'une de ces substances, la diantline, libérée par les spermatozoïdes, favorise ces phénomènes.

Il existe en outre une relation étroite entre la libération des gamètes et l'activité des cellules neurosécrétrices des ganglions cérébroïdes et viscéraux. La disparition du produit de neurosécrétion semble être un préalable à l'émission des gamètes.

La fécondation engendre, après une segmentation de type spiral, une larve dont la glande coquillière ébauche une coquille qui deviendra bivalve lorsque les lobes palléaux seront distincts. De telles larves véligères abondent dans le plancton. D'autres ont un sort différent ; ainsi, celles des Unionidés, incubées dans les branchies maternelles, sont libérées sous la forme *glochidium*. La larve glochidium, dépourvue de bouche et d'anus, porte deux valves triangulaires munies d'une forte dent et elle émet un long filament visqueux. Si par chance ce filament vient au contact des nageoires ou des branchies d'un Poisson, le glochidium s'y fixe, s'y installe dans une petite tumeur et n'en sort qu'après deux ou trois mois sous les traits d'un jeune Unionidé.

L'incubation chez les Unionidés entraîne de profonds changements d'une partie des lames branchiales qui, perdant leur fonction respiratoire, différencient un *marsupium,* ou organe d'incubation.

Écologie

Les différents milieux habités par les Bivalves leur imposent des conditions de vie parfois réalisées dans des limites assez étroites ; de ce point de vue on doit d'une part distinguer les formes d'eau douce, les formes marines ainsi que celles d'estuaires qui pratiquement sont toutes euryhalines, et d'autre part considérer trois périodes, celle de la vie larvaire, celle de la métamorphose et celle qui marque le développement de l'organisme.

Dans les eaux douces ne vivent que le très vaste groupe des Unionidés, une partie de celui des Sphæriidés, et quelques espèces appartenant à différentes familles. Dans les estuaires, bien des formes peuvent supporter une importante diminution de la salinité et il arrive que certaines d'entre elles remontent les cours d'eau sur de nombreux kilomètres. Quant aux Bivalves marins ils sont en principe sténohalins, mais le milieu marin se révèle particulièrement varié du point de vue écologique. Quoi qu'il en soit, les trois facteurs les plus importants du milieu sont la salinité, la température et les possibilités d'alimentation ; mais en règle générale ce sont les valeurs extrêmes de ces facteurs qui offrent un réel intérêt car elles représentent des facteurs limitants. Le premier de ces facteurs ne joue pas dans le cas des espèces d'eau douce ; toutefois on doit noter que dans les eaux privées de calcaire les Unionidés sécrètent des valves réduites au périostracum et que lorsque la teneur en calcaire est forte, les valves deviennent très épaisses.

Les variations de la température sont plus importantes dans les cours d'eau ou les pièces d'eau que dans la mer. Les mécanismes vitaux requièrent une température optimale assez élevée pour leur parfait accomplissement, mais ils tendent à s'annuler vers 0 °C ou à des températures élevées. Bien que des Unionidés puissent vivre emprisonnés sans dommage pendant quelque temps dans de la glace à — 5 °C, les hivers rigoureux provoquent une mortalité élevée. Le froid, en diminuant l'activité ciliaire, ralentit l'alimentation et toutes les autres fonctions.

L'assèchement des pièces d'eau n'a pas toujours des conséquences fatales. Au Brésil, plusieurs Unionidés subsistent plus de six mois dans la vase durcie et compacte ; leurs valves sont hermétiquement closes et les Animaux sont en léthargie.

Les Bivalves d'estuaires ont acquis un grand pouvoir d'osmorégulation ; il se produit une sorte d'ajustement



M. Bavestrelli - C. Bevilacqua - S. Prato

physiologique; certains anodontes en sont capables mais dans des limites plus restreintes.

En mer, les conditions de vie des adultes sont sous la dépendance de multiples facteurs. L'influence de la salinité n'apparaît que dans certaines régions. On l'a étudiée dans la zone particulièrement favorable qui va de la mer du Nord à l'est de la Baltique. D'ouest en est la salinité décroît; corrélativement, les Animaux d'une même espèce ont une taille plus réduite vers les basses salinités et leurs valves diminuent d'épaisseur.

La quantité de nourriture disponible est en rapport étroit avec le mode d'alimentation. La très grande majorité des Bivalves se nourrit de plancton; mais on peut les classer en utilisateurs de suspensions, de dépôts et en formes carnivores (les plus rares).

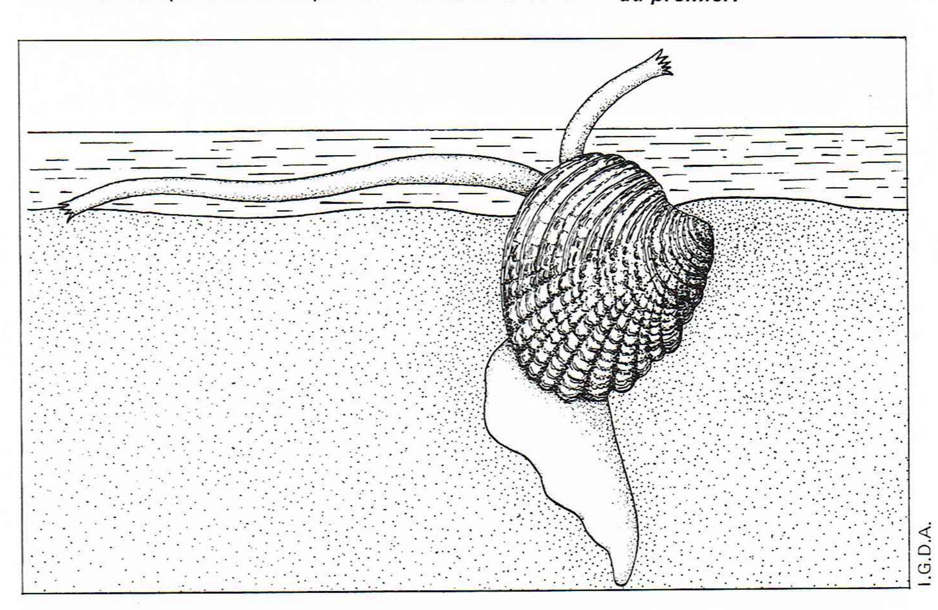
Les consommateurs de dépôts, enfouis dans un substrat meuble, laissent émerger leur siphon inhalant sur une bonne longueur. Ce siphon, de faible diamètre, balaie le fond de telle sorte que les Diatomées qui le revêtent sont aisément aspirées. Quant aux consommateurs de suspensions, ils sont dotés soit d'un large siphon inhalant, soit d'un siphon dressé au-dessus du fond; ainsi, les micro-organismes en suspension entrent avec le courant inhalant. Les carnivores (Septibranches, *Propeamusium meridionale*) semblent ingérer des larves de Crustacés et des Copépodes. Sur les fonds vaseux, une surcharge de vase à la suite de tempêtes provoque la fermeture des valves et l'arrêt de l'alimentation. Plusieurs Bivalves vivent à de grandes profondeurs. Une espèce du genre *Phaseolus* a été capturée dans la fosse des Tonga, entre 10 400 et 10 700 m de profondeur; elle s'y nourrissait d'Infusoires, de larves...

Le second aspect écologique à considérer concerne les larves. La fécondation externe est livrée au hasard. Les larves, en l'absence de courants, restent sur place; aussi, nombre d'entre elles sont absorbées par leurs parents lorsque les adultes sont concentrés sur de petites surfaces. Mais plus aléatoire encore est le sort de celles qui sont entraînées par les courants. Comme le fait remarquer Thorson, un courant d'un demi-nœud transporte des larves à environ 1 km/h, soit à près de 170 km en une semaine. A une telle distance de leur lieu d'origine, après une semaine de vie planctonique, les larves ont des chances réduites de trouver un fond favorable. Si, lors de la métamorphose, elles tombent sur un fond qui ne leur convient pas, elles périssent. Il arrive cependant qu'elles puissent retarder leur métamorphose jusqu'à ce qu'elles trouvent le point le plus favorable. Le pourcentage de larves perdues n'en est pas moins extrêmement élevé. Ainsi, selon Spärck (1927), sur un million d'œufs produits par l'huître plate *Ostrea edulis*, une seule larve atteint le stade sédentaire, et cela en année favorable. De telles pertes sont compensées par le très grand nombre d'œufs pondus, qui est, par exemple, de cent à cent cinquante millions par an chez l'huître du Pacifique. Le cas des tarets *(Teredo navalis)* est aussi suggestif; en une ponte, un individu libère environ quatre-vingts millions d'œufs. Les larves qui en éclosent ne peuvent survivre que si elles rencontrent une pièce de bois immergée; or, dans un tel substrat, les individus sont toujours très nombreux.

Relations entre les Bivalves et les autres organismes. Le flux d'eau qui circule en permanence dans la cavité

◀ **Unio pictorum.** ***Cette espèce ne vit qu'en eaux douces. Notons qu'en eaux privées de calcaire, elle sécrète des valves réduites au périostracum.***

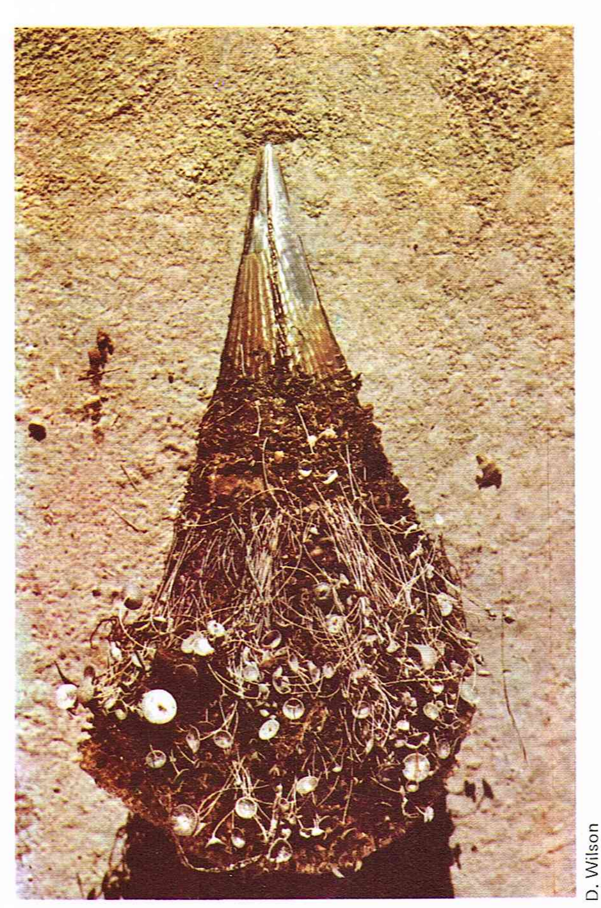
▼ ***La plupart des Mollusques Bivalves pratiquent l'enfouissement et assurent leur nutrition au moyen de deux longs siphons : l'un inhalant au-dessus du fond, l'autre expulsant l'eau chargée de déchets à distance du premier.***



I.G.D.A.



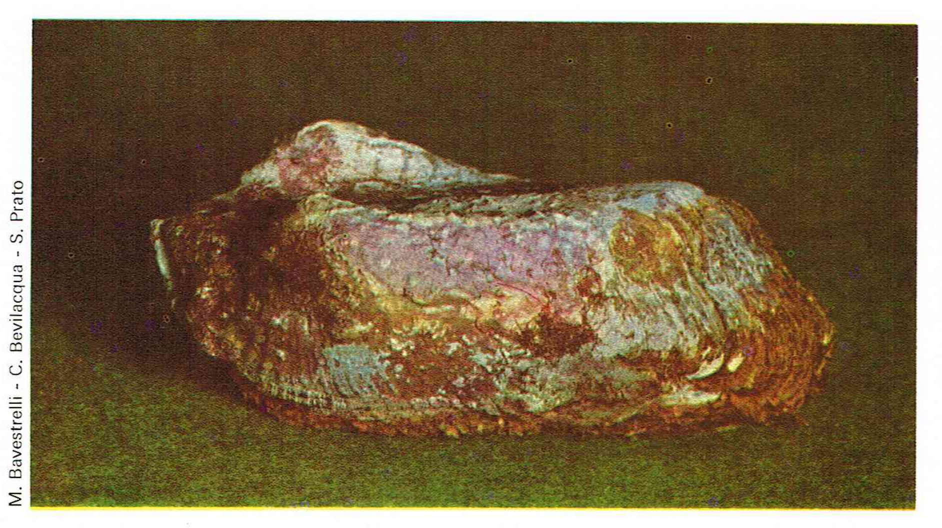
M. Bavestrelli - C. Bevilacqua - S. Prato



D. Wilson

◀ ***A gauche,*** **Anodonta cygnea,** ***Lamellibranche lacustre. A droite,*** **Pinna nobilis,** ***Bivalve se développant surtout aux abords des littoraux pollués.***

M. Bavestrelli - C. Bevilacqua - S. Prato

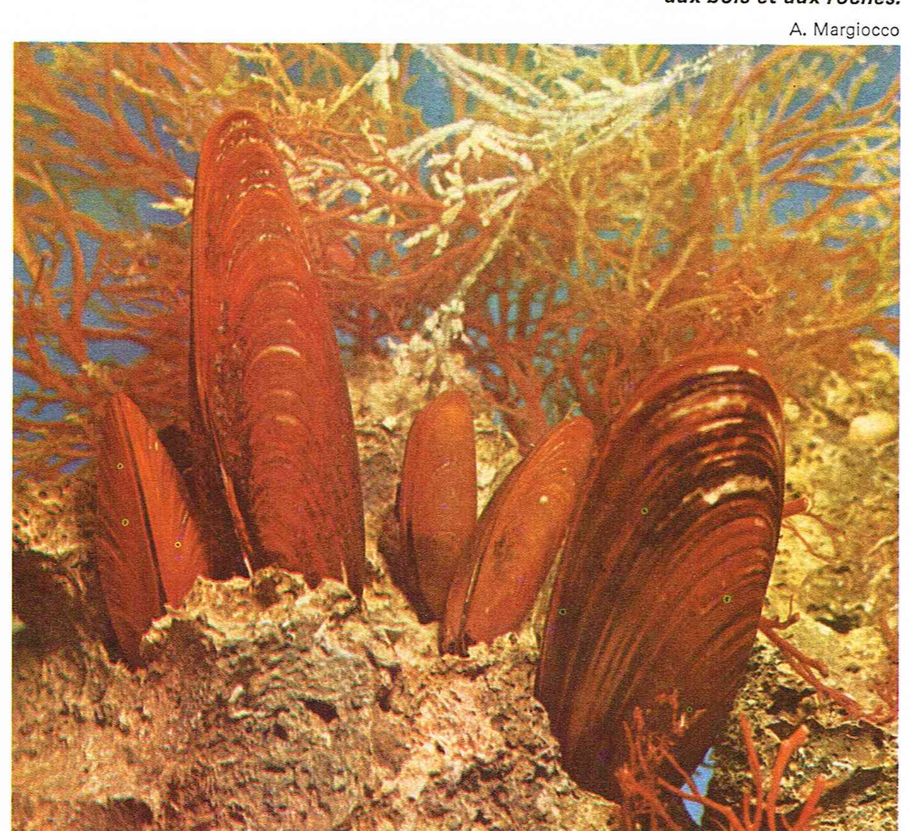


M. Bavestrelli - C. Bevilacqua - S. Prato



En haut, **Arca noae** *(Filibranchiata). Au milieu,* **Teredo navalis** *(Eulamellibranchiata), en bas,* **Lithophaga** *(Filibranchiata); ces deux formes sont nuisibles aux bois et aux roches.*

A. Margiocco



palléale y introduit toutes sortes d'organismes dont certains s'y établissent en commensaux, inquilins, ectoparasites, alors que d'autres, ingérés ou non, deviennent des endoparasites bénins ou redoutables. Il existe cependant une association qui semble constituer une véritable symbiose; c'est celle des tridacnes et de quelques autres Bivalves avec les Zooxanthelles. Les magnifiques couleurs du manteau des tridacnes sont dues à une extrême abondance de ces Algues unicellulaires dans les tissus palléaux qui sont normalement exposés à la lumière. On suppose que ces Zooxanthelles pourraient faire profiter les individus qui les hébergent du bénéfice de leur photosynthèse et, en retour, elles y puiseraient des phosphates et d'autres sels minéraux.

Les associations avec d'autres organismes animaux ne paraissent pas fondées sur une réciprocité des bénéfices. Sur les valves se fixent souvent des Algues, des Spongiaires, des Cnidaires, des balanes, ainsi que d'autres Mollusques. Korringa (1951) a dénombré jusqu'à cent vingt-cinq espèces animales sur les coquilles d'huîtres. Parmi ces organismes, certaines Éponges *(Cliona)* et l'Annélide *Polydora* creusent des galeries dans les valves.

Des Protozoaires (Ciliés), des Annélides, des Nématodes se trouvent fréquemment dans la cavité palléale. De petits crabes, les pinnothères, sont parfois très abondants sur les branchies des moules ou des huîtres. Dans un spécimen de *Crassostrea virginica* on en a dénombré deux cent soixante-deux; ces crabes se nourrissent des aliments que concentrent les Bivalves sans causer aux Mollusques d'autres dommages que de faibles érosions des branchies : ce sont des inquilins. Certains Gastéropodes *(Odostomia)* restent sur le bord des valves, puis, grâce à leur trompe qu'ils introduisent dans les tissus de l'hôte, ils en aspirent le sang.

Dans certaines régions on trouve des Copépodes dans l'intestin des moules, des huîtres, des *Cardium,* et des *Mercenaria;* ces *Mytilicola (M. intestinalis, M. orientalis, M. porrecta),* dont les femelles atteignent 12 mm de long, peuvent faire dépérir les moules lorsqu'ils sont assez nombreux. Plus redoutables encore sont les Protozoaires endoparasites, qui ravagent parfois des populations entières de Bivalves. Souvent, des larves de Trématodes (cercaires et sporocystes) peuvent envahir la glande digestive et l'ovaire, et les cas de castration parasitaire ne sont pas exceptionnels.

Les Bivalves sont recherchés par toutes sortes de Mollusques qui en forent les valves ou réussissent même à les ouvrir. Les pieuvres en font une grande consommation. Beaucoup d'Échinodermes, de Crustacés, de Poissons, d'Oiseaux s'en nourrissent aussi.

La liste des Bivalves comestibles est assez longue. Certains sont pêchés, d'autres cultivés (conchyliculture, mytiliculture, ostréiculture). Cependant, la consommation des Mollusques doit être soigneusement contrôlée, car s'ils sont récoltés dans les zones insalubres, ils peuvent devenir de dangereux agents d'infection. De sérieuses intoxications surviennent aussi lorsque des Dinoflagellés, les *Gonyaulax,* pullulent en mer et produisent les « marées rouges ». Les moules, notamment, deviennent très toxiques.

Enfin, il existe aussi des espèces fort nuisibles, qui s'attaquent aux bois et aux roches. Dans les bois immergés, les appontements, les coques de bateaux, les tarets, en particulier *Teredo navalis,* forent des galeries larges et très longues. Les dommages ainsi causés chaque année sont considérables. Les môles, les jetées de pierre sont également attaqués par plusieurs Bivalves et surtout les lithophages *(Lithophaga).*

SYSTÉMATIQUE

La constitution des branchies permet de séparer les Bivalves en quatre ordres : Protobranchiata, Filibranchiata, Eulamellibranchiata et Septibranchiata.

Ordre des Protobranchiata

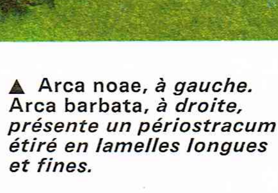
Chez les Protobranches, les branchies, ou *cténidies,* sont constituées par des filaments simples en contact les uns avec les autres par des brosses ciliées. C'est le



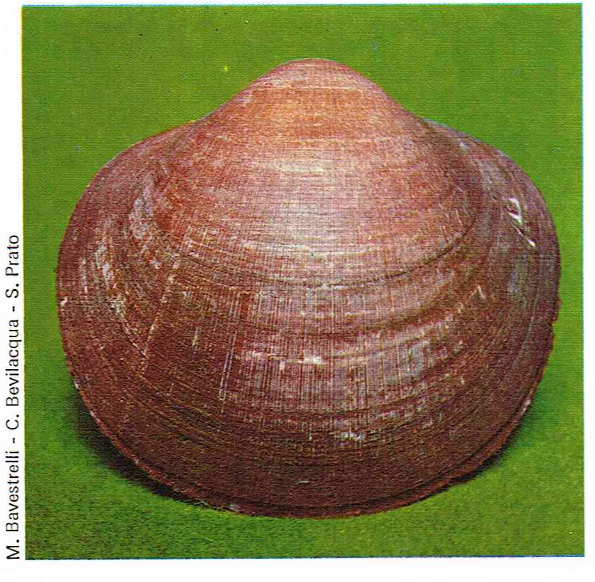
R. Maltini - P. Solaini



M. Bavestrelli - C. Bevilacqua - S. Prato



▲ **Arca noae,** ***à gauche.*** **Arca barbata,** ***à droite, présente un périostracum étiré en lamelles longues et fines.***



M. Bavestrelli - C. Bevilacqua - S. Prato



A. Margiocco

◀ **Glycymeris violaceus,** ***à gauche, de la famille des Glycymeridae dont l'espèce*** **Glycymeris glycymeris** ***est comestible ; à droite,*** **Meleagrina margaritifera,** ***de la famille des Pteriidae, appartient au groupe des huîtres perlières.***

groupe le plus archaïque, à charnière de type taxodonte et à ganglions cérébroïdes et pleuraux incomplètement fusionnés. Les Protobranches sont divisés en quatre familles. Citons les *Nuculidae,* qui ont un contour triangulaire et une charnière coudée, et les *Solemyidae,* dont une forme, *Solemya mediterranea,* possède une coquille allongée, débordée ventralement par des lames de périostracum.

Ordre des Filibranchiata

Dans l'ordre des Filibranches, les branchies sont formées de lames à filaments réfléchis, en contact par des zones de cils ou unis par des ponts conjonctifs et même vasculaires. La charnière est taxodonte, dysodonte ou isodonte.

Les *Arcidae,* à charnière droite très longue, à dents petites et très nombreuses, sont abondants dans les mers chaudes et sont représentés sur nos côtes par *Arca noae* et *Barbatia barbata,* dont le périostracum est étiré en lamelles longues et fines.

Dans la famille des *Glycymeridae, Glycymeris glycymeris* est comestible ; il est vendu sous le nom d'« amande de mer ».

Les *Mytilidae* comprennent, outre la moule commune, *Mytilus edulis,* et la moule de Méditerranée, *M. galloprovincialis,* les modioles et des formes perforantes, comme *Lithophaga mytiloides,* ou « datte de mer », de forme allongée, à test peu épais.

Les *Isognomonidae* comprennent des genres exotiques, tels que *Crenatula* et *Vulsella,* qui habitent les Éponges, et *Malleus.*

Les *Pteriidae,* ayant des « ailes » plus ou moins développées de part et d'autre des umbos, groupent les *Pteria,* les huîtres perlières *(Pinctada, Meleagrina),* dont la plus connue est *Pinctada margaritifera.* Ce sont des formes des mers chaudes.

Les *Pinnidae,* à valves effilées vers les umbos, comprennent les *Pinna* et *Atrina* qui émergent du sable vaseux par leur partie postérieure arrondie et tronquée. L'un d'entre eux, *Pinna nobilis,* fournit son byssus, très long, fin et soyeux, pour la confection de tissus et de gants.

Les *Amusiidae,* des mers profondes ou froides, sont remarquables par leur grande coquille plate, translucide et fragile. En particulier, *Adamusium colbecki* est répandu dans l'Antarctique.

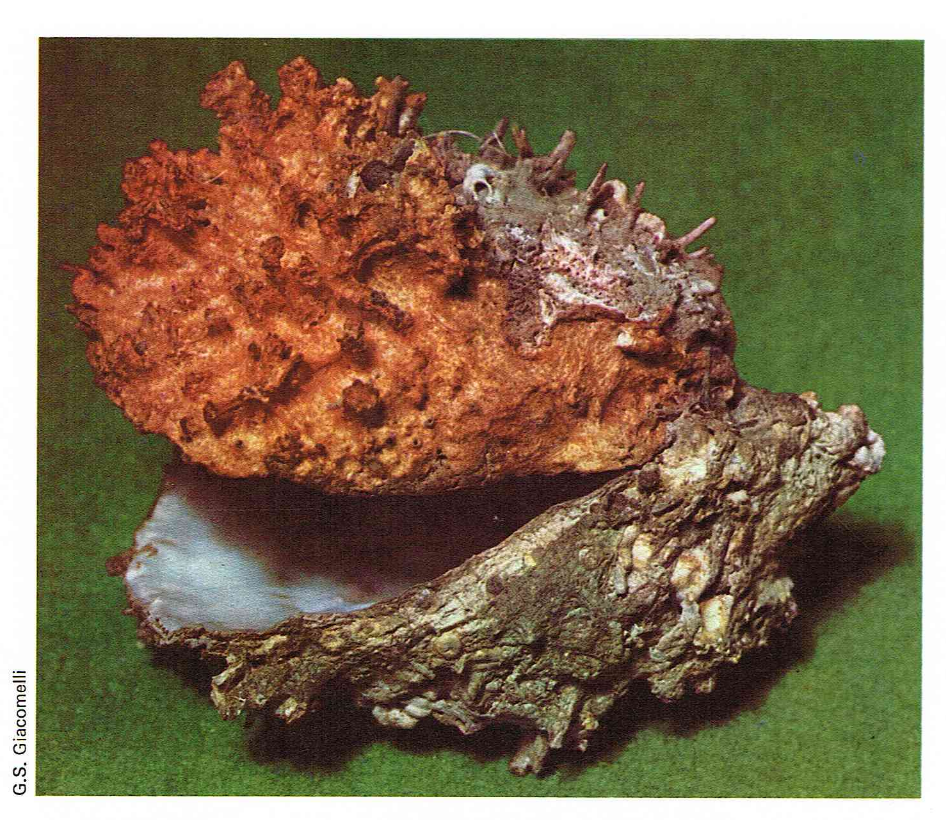
Parmi les *Pectinidae,* les deux genres *Chlamys* et *Pecten* sont les plus familiers. *C. varia,* le pétoncle, est très recherché. *Pecten maximus,* ou coquille Saint-Jacques, capable d'accomplir des bonds par claquement des valves et expulsion brusque de l'eau, est remarquable par ses yeux palléaux ; cette espèce est abondante dans la rade de Brest.

Les *Spondylidae* à coquille épaisse souvent hérissée de lamelles très longues *(Spondylus gaederopus)* présentent des tons roses, orangés ou jaunes.

Les *Limidae* possèdent un manteau à très longs tentacules *(Lima hians, L. inflata).* Le byssus sécrété par certaines espèces est utilisé à la confection de nids, un même nid pouvant être l'œuvre de plusieurs *Lima.*

Les *Anomiidae,* dont les valves minces, inégales et nacrées se trouvent sur bien des plages, ont un byssus calcifié qui, chez *Anomia ephippium,* passe par une échancrure subcirculaire de la valve droite. Seule la valve gauche est nettement nacrée.

La famille des *Ostreidae* constitue, de loin, la plus importante des familles de l'ordre des Filibranches, tout



G.S. Giacomelli

▲ **Spondylus gaederopus,** ***à coquille épaisse, à lamelles, souvent très encroûtée.***

au moins d'un point de vue économique; elle comprend les genres *Pycnodonta, Crassostrea* et *Ostrea*. L'identification des espèces est rendue possible par l'examen de la charnière de la *prodissoconque,* ou coquille larvaire, qui subsiste en général sur les sommets. *Ostrea edulis,* l'huître plate, de forme assez régulière, est répandue de la mer du Nord à la mer Noire. On l'élève surtout en Bretagne. *Crassostrea angulata,* l'huître portugaise, ne remonte guère au-dessus de l'embouchure de la Loire; son exploitation, fort développée dans la région de Marennes-Oléron, périclite depuis 1968. *C. gigas,* l'huître du Japon, à croissance rapide, acclimatée en France depuis peu, semble prospérer de façon très satisfaisante. L'huître du Pacifique, *C. virginica,* a également une très grande importance économique.

Ordre des Eulamellibranchiata

L'ordre des Eulamellibranches est le groupe où les branchies sont les plus perfectionnées, car des jonctions de plusieurs types s'établissent entre filaments adjacents (jonctions interfilamentaires) ou entre les branches ascendante et descendante d'un même filament (jonctions interfoliaires) ; ces unions peuvent être vasculaires ou conjonctives. Les siphons sont fréquemment présents et développés, ce qui se traduit souvent par l'existence, sur la face interne des valves, d'une sinuosité due à l'empreinte des muscles palléaux (siphon palléal). Il y a généralement deux muscles adducteurs. La charnière est hétérodonte, schizodonte, desmodonte, mais rarement du type taxodonte.

Les *Trigoniidae* ne comprennent plus actuellement que le seul genre *Neotrigonia* que l'on rencontre dans la région australienne.

Les Unionidae forment un groupe très vaste, particulièrement bien représenté en Amérique du Nord. On y distingue quatre familles. Les *Margaritiferidae* sont bien connus par *Margaritifera margaritifera,* qui élabore des perles de bonne qualité. Parmi les *Unionidés sensu stricto,* certains ont une charnière pourvue de dents fortes *(Unio pictorum),* tandis que les *Anodontinae,* à valves minces, présentent une charnière en général inerme. *Anodonta cygnea* et *A. anatina* sont fréquents dans nos cours d'eau ; les valves de ces formes sont nacrées à l'intérieur.

Les *Mutelidae* sont présents en Afrique tropicale et en Amérique du Sud. Les *Etheriidae* d'Afrique tropicale atteignent de grandes dimensions.

Les *Sphaeriidae* avec les petits *Sphaerium* et *Pisidium* sont également communs dans nos cours d'eau. Les *Dreissenidae,* probablement originaires de la mer Caspienne, se sont considérablement développés dans nos fleuves depuis un siècle (notamment *Dreissena polymorpha*).

Les *Cardiidae,* à coquille globuleuse, costulée, parfois épineuse, ont une vaste répartition. Quelques espèces telles que la coque *(Cerastoderma edule),* la bucarde épineuse *(Acanthocardium aculeata)* sont pêchées sur nos rivages.

Les *Tridacnidae* sont les géants du groupe, ils vivent tous dans l'Indo-Pacifique. *Tridacna gigas* à coquille épaisse laisse apparaître au repos le bord magnifiquement coloré de son manteau.

La vaste famille des *Veneridae* englobe de nombreux genres répartis en une douzaine de sous-familles. *Venus verrucosa* n'est autre que la praire et *Tapes decussatus* la clovisse ou palourde. *Venerupis corrugata* et *Tapes aureus* sont communs au bord de la mer. *Mercenaria mercenaria,* le « clam » d'Amérique, à valves grandes, régulières et très luisantes, a été introduit sur notre côte atlantique.

Les *Petricolidae,* de petite taille, comptent des espèces perforantes telles que *Petricola lithophaga* de nos régions.

Les *Tellinidae* ont une coquille souvent allongée, aplatie et lisse, mince, ornée de zones colorées. *Tellina tenuis* et *Macoma balthica* ne sont pas rares sur les plages de sable.

Les *Scrobiculariidae,* à valves orbiculaires, se localisent de préférence dans les faciès vaseux. Tel est le cas pour *Scrobicularia plana,* le « lavignon », à saveur un peu poivrée. Les *Solenidae* ont une coquille baillante à ses

M. Bavestrelli - C. Bevilacqua - S. Prato



M. Bavestrelli - C. Bevilacqua - S. Prato

▶ **Lima inflata** ***(à gauche) se caractérise par un manteau à très longues papilles.*** **Ostrea edulis** ***(à droite), huître plate très répandue en mer du Nord et en mer Noire, est élevée en Bretagne.***


M. Bavestrelli - C. Bevilacqua - S. Prato

◀ **Cardium aculeatum** *(famille des Cardiidae), caractérisé par une coquille globuleuse, épineuse et costulée.*

extrémités. Les « couteaux » *(Ensis ensis, E. siliqua)* s'enfoncent profondément dans le sable.

Les *Mactridae*, à coquille subtrigone, comprennent les mactres de nos régions *(Spisula solida, Mactra stultorum)*.

Les *Hiatellidae* sont plus connus sous le nom de saxicaves; *Hiatella gallicana* s'établit volontiers dans les fissures des roches.

Les *Myidae* se prolongent par de très forts siphons réunis dans une gaine périostracale. La mye, *Mya arenaria*, recherche les eaux moins salées des estuaires. Chez les *Gastrochaenidae*, on trouve des espèces perforantes.

Les *Pholalidae* sont célèbres par la forme lumineuse *Pholas dactylus;* ils comprennent aussi *Barnea candida*. Ces pholades ont des valves baillantes et une ou plusieurs plaques accessoires. On les trouve dans la vase durcie; quant aux *Xylophaga*, ils s'introduisent dans les bois immergés.

Les *Teredinidae*, répandus dans le monde entier, sont beaucoup plus redoutables car ils commettent de très importants dégâts. Les *Clavagellidae*, connus sous le nom « d'arrosoirs », logent dans les coraux ou les formations calcaires. Ils élaborent un long tube calcaire qui englobe soit une valve *(Clavagella)*, soit les deux *(Brechites)*.

Ordre des Septibranchiata

Chez les Septibranches, les branchies sont en général modifiées en un septum musculaire à perforations garnies de cils par lesquelles l'eau peut, par pompage, passer de la chambre infraseptale à la chambre supraseptale. Ce groupe comprend les familles des *Verticordiidae*, des *Poromyidae* et des *Cuspidariidae*. Ce sont des formes d'assez faible taille, à coquille assez mince. Celle de *Cuspidaria rostrata* s'allonge en un rostre postérieur caractéristique. Ces Animaux vivent le plus souvent en profondeur et sont des fouisseurs. Des débris de petits Crustacés ayant été trouvés dans leur tube digestif, on présume que leur régime est surtout carnivore.

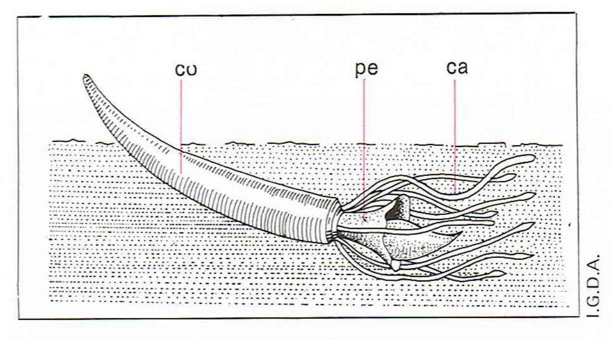
SCAPHOPODES

Représentée par seulement deux familles et un nombre réduit de genres, cette classe, l'une des plus petites des Mollusques, apparaît homogène et surtout caractérisée par le grand développement intervenu selon l'axe de croissance secondaire. En effet, le viscéro-pallium a subi un très fort allongement.

Nous décrirons le dentale, genre le plus représentatif du groupe, vivant sur les plages de vase de nos régions. Son corps est protégé par un test en forme de défense d'éléphant ouvert à ses deux extrémités. De l'ouverture la plus grande émerge le pied cylindrique, mais effilé en cône à son extrémité, au-delà de deux lobes latéraux arrondis.

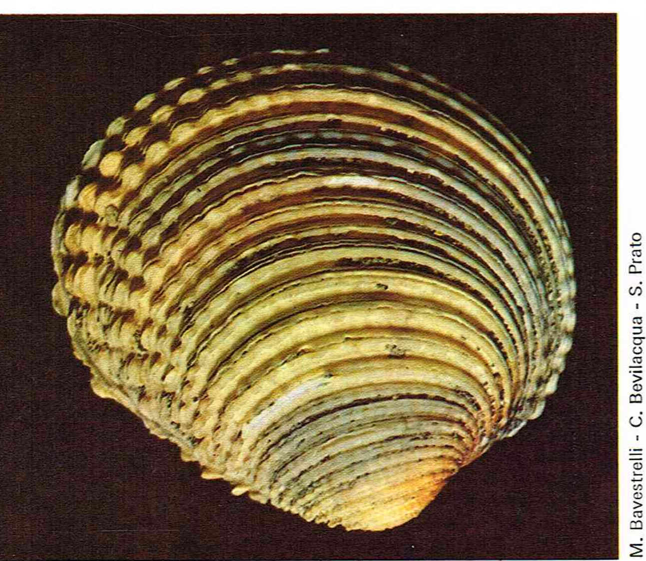
A l'intérieur de la coquille, le corps, à symétrie bilatérale, présente sa face dorsale vers la zone concave de la coquille, à laquelle il se relie par un important muscle coquillier. C'est aussi vers cette même face, au-dessus du pied, qu'apparaît la région céphalique, reconnaissable à un mufle court percé d'une bouche entourée de palpes. Le manteau forme tout au long du test un étui de même forme que lui, car ses bords ont fusionné ventralement. Il adhère au test par sa face dorsale et s'ouvre à l'extrémité effilée par le « pavillon ».

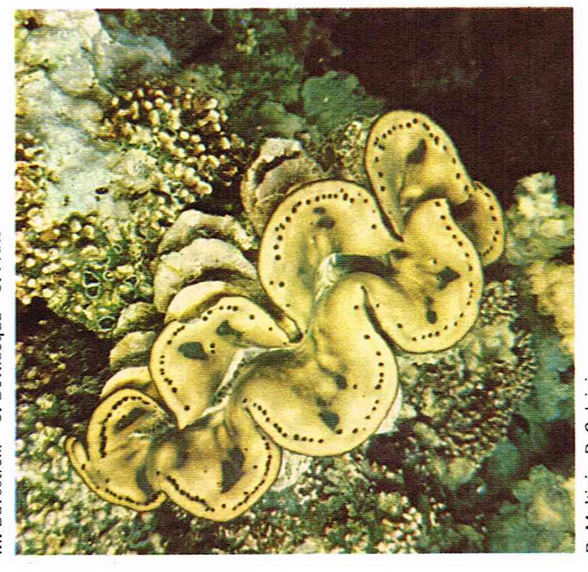
La cavité palléale abrite le mufle ainsi que la base du pied lorsque celui-ci est en extension. De part et d'autre du mufle font saillie deux replis latéraux porteurs de filaments longs et dilatés à leur extrémité, les *captacules*, organes de capture des micro-organismes dont le dentale se nourrit. La masse viscérale montre un notable degré de simplification car le cœur est réduit, sans oreillettes, sans communication avec les reins qui, par contre, se relient à la gonade lors de la maturité sexuelle et éliminent les gamètes par le pavillon.



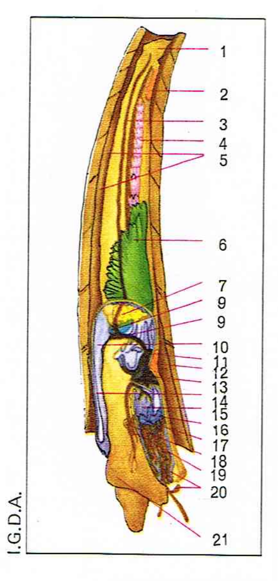
I.G.D.A.

◀ *Schéma d'un* **Dentalium;** *co, coquille; pe, pied; ca, captacules.*


M. Bavestrelli - C. Bevilacqua - S. Prato


R. Maltini - P. Solaini

◀ **Venus verrucosa** *(à gauche) appartient à la vaste famille des Veneridae et n'est autre que la praire.* **Tridacna gigas** *(à droite), à coquille très épaisse, vit exclusivement dans l'Indo-Pacifique.*



▲ ***Représentation schématique de l'organisation d'un*** **Dentalium** ***: 1, ouverture supérieure du manteau (pavillon); 2, muscle columellaire (extrémité supérieure); 3, nerf palléal; 4, glande génitale; 5, espace compris entre la coquille et le manteau; 6, glande digestive; 7, pore néphridien; 8, anus; 9, ganglion viscéral; 10, cavité palléale; 11, ganglion buccal supérieur; 12, muscle columelaire (extrémité inférieure); 13, ganglion cérébroïde; 14, manteau; 15, mufle; 16, appendices buccaux; 17, bouche; 18, statocyste; 19, ganglion pédieux; 20, captacule; 21, pied.***

Appareil digestif. Il conserve la plupart des caractères qu'il a dans les autres classes. Le pharynx comporte une radula à dents bien définies, disposées en rangées transversales, comme chez les Gastéropodes, ainsi qu'une mâchoire. Les conduits des glandes digestives larges et partiellement lobées débouchent dans l'estomac recourbé. L'intestin présente quelques circonvolutions et s'ouvre à l'anus, près de la base du pied. Les captacules, dont l'importance est manifeste dans l'alimentation, ont une structure assez complexe; ils sont très mobiles et extensibles; il est possible qu'ils produisent une toxine agissant sur les Foraminifères et autres micro-organismes dont se nourrissent les Scaphopodes.

Appareil respiratoire. Pour leur respiration les Scaphopodes utilisent des courants d'eau engendrés par l'activité ciliaire du manteau; toutefois le rejet de l'eau s'effectue par la contraction de la musculature. Admission et rejet ont lieu par le pavillon.

Appareil circulatoire. En l'absence de cœur fonctionnel, la circulation semble être assurée par les contractions musculaires des Animaux. Le sang est partiellement endigué dans des pseudo-vaisseaux; par contre, plusieurs sinus, ou lacunes, peuvent aisément être mis en évidence par injection d'un colorant dans le système circulatoire.

Système nerveux. Il rappelle celui des Bivalves.

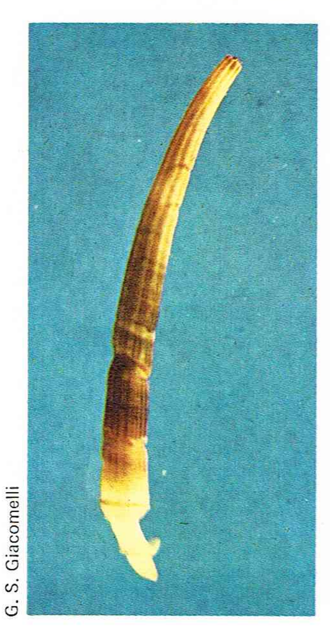
Appareil reproducteur. Les gamètes sont rejetés en mer, de sorte que la fécondation est livrée au hasard. L'œuf montre des localisations germinales précises; il se développe en une larve de type trochophore à trois couronnes ciliées, qui devient une véligère à pied trilobé sur laquelle le manteau s'ébauche en formant deux lobes qui, par la suite, fusionnent ventralement.

Les Scaphopodes se divisent en deux familles : celle des Dentaliidae et celle des Siphonodentaliidae.

Chez les *Dentaliidae, Dentalium vulgare,* le dentale de nos côtes, a une coquille striée longitudinalement. Son pied à larges lobes lui permet de s'ancrer dans la vase et de s'y mouvoir. A marée basse, juste avant d'être atteints par le flux, les dentales se soulèvent au-dessus de la vase et se laissent retomber. Le genre *Dentalium* est cosmopolite; il peut également vivre à des profondeurs de près de 5 000 m.

Les *Siphonodentaliidae* sont construits selon le même plan que les Dentaliidae; cependant, leur pied est très allongé, élargi à son extrémité en un disque à bords dentelés; leur coquille est lisse, mince, rétrécie à ses deux extrémités. *Cadulus* est cosmopolite. *Siphonodentalium,* à répartition plus restreinte, a été trouvé jusqu'à près de 7 000 m de profondeur.

▼ **Dentalium entalis** ***: on note la coquille striée longitudinalement.***



CÉPHALOPODES

Exclusivement marins, les Céphalopodes sont, de tous les Mollusques, ceux qui, par leur organisation comme par leur comportement, montrent le plus haut degré de perfection. Du plan fondamental des Mollusques ils ont conservé notamment l'individualisation d'une cavité palléale abritant des branchies, l'élaboration ou non d'une coquille ainsi que la symétrie bilatérale. Chez les membres de cette classe, la fusion de la tête et d'une grande partie du pied en un véritable *céphalopodium* est complète, ce qui résulte vraisemblablement du développement important de la masse viscérale selon un axe secondaire de croissance, axe oblique ou perpendiculaire à l'axe antéro-postérieur du corps. En conséquence la cavité palléale occupe une position située à la face pratiquement inférieure de l'Animal et elle s'ouvre vers l'avant. Quant au tube digestif, il se recourbe très fortement par suite de cette sorte de flexure endogastrique.

L'originalité des Céphalopodes se manifeste surtout par le développement, aux dépens d'une partie des ébauches pédieuses embryonnaires, d'une couronne de bras ou de tentacules au pourtour de la bouche et aussi par la différenciation, à partir d'ébauches pédieuses postérieures, de l'entonnoir qui s'adapte à l'ouverture de la cavité palléale et participe au contrôle de son irrigation, tout en devenant un remarquable appareil de propulsion. Le pompage de l'eau par contraction et relâchement de la paroi palléale dotée d'une musculature puissante se substitue aux mécanismes ciliaires pour créer des courants d'eaux.

Les Céphalopodes actuels sont tous dépourvus de coquille externe, à l'exception du nautile; ce dernier se distingue de plus par le fait qu'il possède un cœur à deux paires d'oreillettes, deux paires de reins, deux paires de branchies, contrairement aux autres membres de cette classe, qui ne possèdent qu'une paire de ces différents organes. Aussi divise-t-on les Céphalopodes en Nautiloidea ou Tétrabranchiaux, et Coleoidea ou Dibranchiaux.

Organisation générale

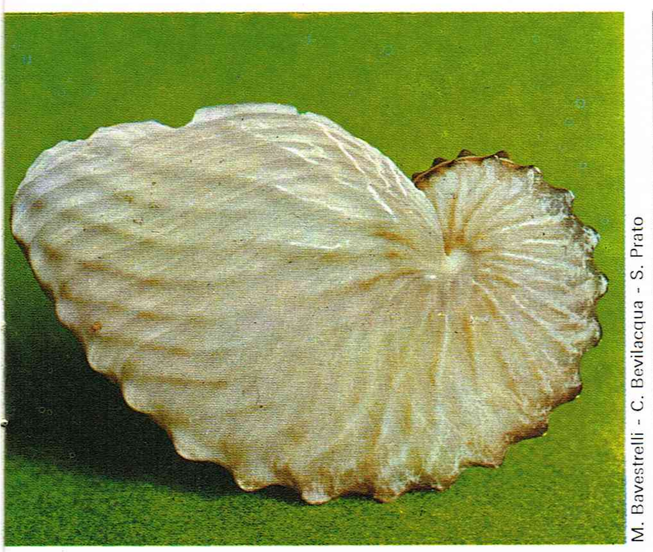
Le corps de tout Céphalopode présente essentiellement deux parties. D'une part, la région céphalopédieuse, antérieure, qui porte, outre les yeux et la bouche, soit de nombreux tentacules péribuccaux répartis en rangées alternantes (nautile), soit une seule couronne péribuccale de dix bras chez les Décapodes (seiche, calmar) ou de huit bras chez les Octopodes (pieuvre). D'autre part, la portion palléo-viscérale, recouverte par la coquille chez le nautile, est assez globuleuse et nue chez les Octopodes, nue et plus ou moins allongée, fusiforme ou aplatie, mais rendue rigide par un endosquelette chez tous les autres Coleoidea, qui portent en outre des nageoires, expansions latérales triangulaires ou circulaires. Le tégument est en général consistant, mais chez plusieurs espèces il est mou, presque gélatineux.

La coloration générale, très souvent brune, peut passer rapidement du clair au sombre ou consister en zébrures noirâtres sur fond clair. Ces variations de coloration dépendent du degré d'étalement ou de contraction des *chromatophores,* cellules du derme, chargées de grains de pigment jaune, orangé, brun, rouge, bleu ou violacé noirâtre. La coloration claire est due à la contraction des chromatophores et la coloration sombre à leur étalement. D'autres cellules, les *iridocytes,* disséminées entre les chromatophores, sont opaques et réfléchissantes et engendrent, par diffraction de la lumière à travers de minces lamelles de guanine, une iridescence.

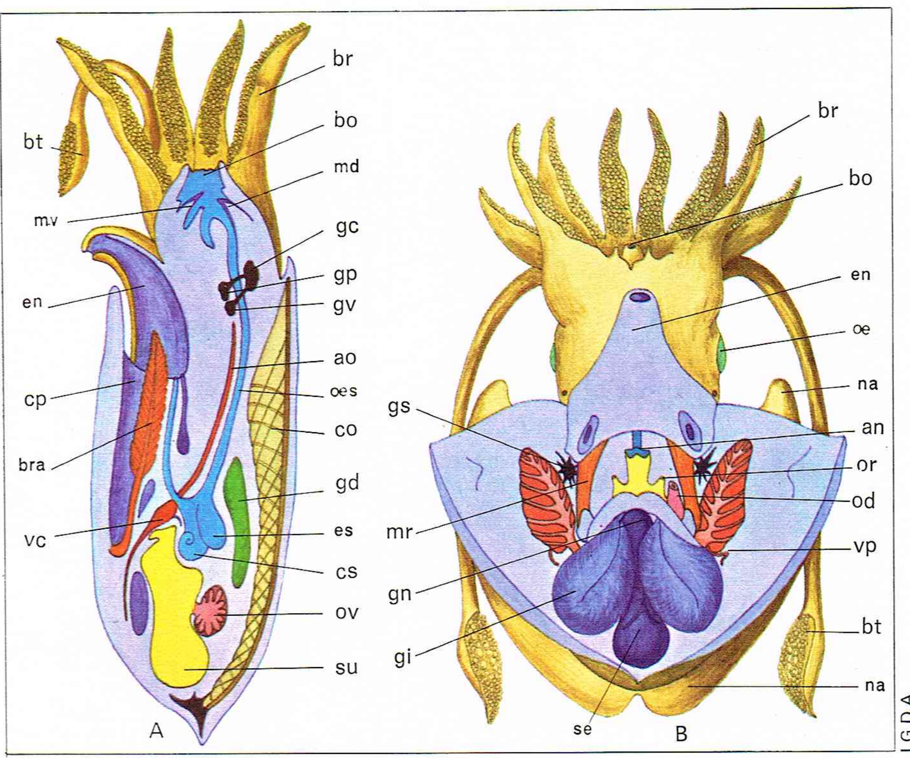
Les appendices péribuccaux consistent en plusieurs dizaines de tentacules, rétractiles dans une gaine chez le nautile, à l'exception des deux tentacules les plus dorsaux qui s'agencent en un large bouclier, ou, chez tous les autres Céphalopodes, en bras armés de nombreuses ventouses dont le pourtour est renforcé par un anneau corné à bord tranchant ou denticulé. Aux huit bras que possèdent tous les Coleoidea s'ajoutent chez les Décapodes deux tentacules, ou « bras tentaculaires », à extrémité dilatée garnie de ventouses ou de forts crochets. Ce sont ces tentacules que l'Animal projette sur ses proies avant de les enserrer dans ses bras.

A la face inférieure de l'Animal, la cavité palléale forme une poche profonde où s'ouvrent l'anus, les orifices rénaux et l'orifice génital. L'entonnoir émerge de la cavité palléale; c'est un tube largement ouvert dans cette dernière, mais rétréci vers l'avant et rattaché par la face interne de sa base à la paroi palléale interne. Lors de l'expulsion de l'eau, le repli palléal s'applique étroitement sur sa face externe libre, de sorte que la contraction de ce repli chasse l'eau par l'entonnoir. Il y a coaptation du manteau et de l'entonnoir par un dispositif en bouton-pression. Le rejet de l'eau par contraction brusque du manteau assure une propulsion rétrograde. Le relâchement de la musculature provoque l'entrée de l'eau entre l'entonnoir et le repli palléal. Chez le nautile, l'entonnoir n'est formé que par deux lobes en cornets, non soudés entre eux, mais capables de s'agencer en tube.

La *coquille* du nautile, enroulée en spirale logarithmique plane, est solide. Elle est blanche, avec de longues flammules colorées à l'extérieur, et nacrée à l'intérieur. Des cloisons transversales, concaves antérieurement, la divisent en loges nombreuses dont seule la dernière, la plus vaste, est occupée par l'Animal. Mais de cette loge jusqu'à la loge initiale, toutes les cloisons sont traversées par le siphon, tube recouvert de tégument, issu de la face postérieure de l'Animal. Chez la grande majorité des Céphalopodes, la musculature est très développée; en outre, le conjonctif de différentes



M. Bavestrelli - C. Bevilacqua - S. Prato



I.G.D.A.

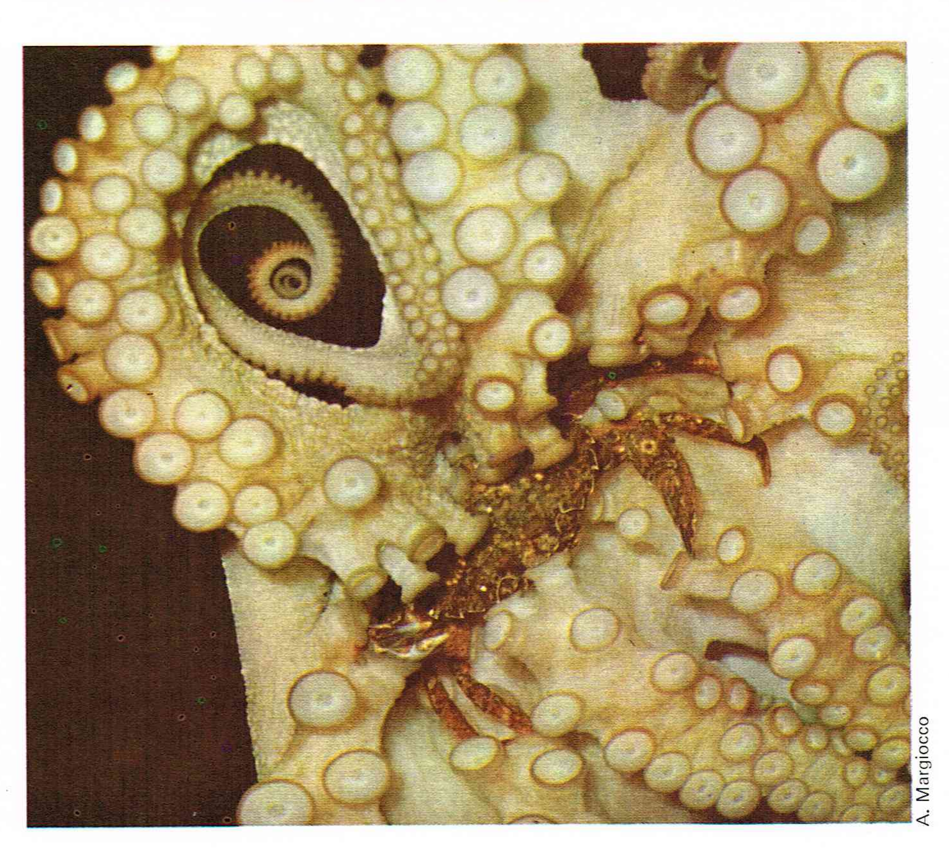
▲ *Représentation schématique de la structure anatomique d'une seiche, en coupe sagittale (A) et en coupe verticale médiane (B); an, anus; ao, aorte; bo, bouche; br, bras; bra, branchie; bt, bras tentaculaire; co, coquille; cp, cavité palléale; cs, cæcum spiralé; en, entonnoir; es, estomac; gc, ganglion cérébroïde; gd, glande digestive; gi, glande nidamentaire inférieure; gn, glande nidamentaire supérieure; gp, ganglion pédieux; gv, ganglion ventral; gs, ganglion stellaire; md, mâchoire dorsale; mr, muscle rétracteur de l'entonnoir; mv, mâchoire ventrale; na, nageoire; od, ovudicte; œ, œil; œs, œsophage; or, orifice urinaire; ov, ovaire; se, sac de l'encre; su, sac urinaire; vc, ventricule cardiaque; vp, veine palléale.*

▲◄ **Argonauta hians** *ne possède qu'une pseudo-coquille qui n'est pas sécrétée par le manteau comme chez les autres Mollusques.*

▼ *Détail des bras tentaculaires armés de ventouses chez* **Octopus vulgaris.**

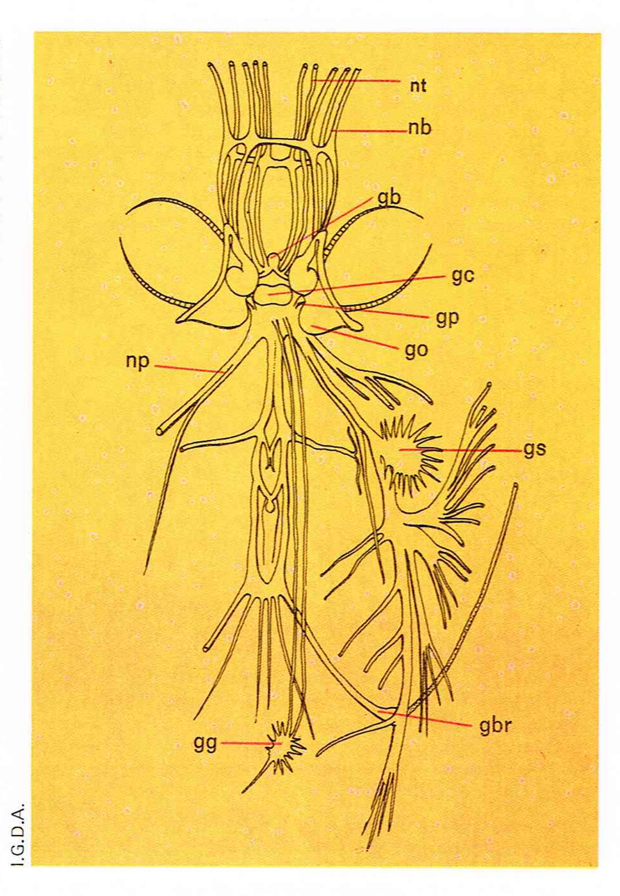
régions du corps se transforme en un tissu très voisin du cartilage des Vertébrés. Comme la coquille, devenue interne et recouverte chez tous les Décapodes par le manteau, ces formations dures donnent insertion à des muscles puissants. La coquille interne prend dans ce même groupe la valeur d'un tissu axial et elle se présente sous trois aspects différents, celui de « sépion », ou « os de seiche », celui de la « plume » du calmar, ou « gladius », celui de la coquille enroulée de la spirule. Le « sépion » se présente comme une lame épaisse et allongée, à bords amincis, convexe à sa partie supérieure et marquée en dessous par une dépression correspondant au *phragmocône* de formes éteintes, les Bélemnites. L'enroulement n'y apparaît plus, mais de très nombreuses lamelles presque accolées les unes aux autres constituent autant de très minces cloisons. La plume des calmars se réduit à une lame chitinisée légèrement déformée en gouttière. L'enroulement subsiste chez les spirules, petits Céphalopodes de profondeur, à coquille à tours disjoints et loges séparées par des cloisons traversées par le siphon comme chez le nautile.

Appareil digestif. Il comprend un bulbe buccal complexe, l'œsophage, le jabot, ou gésier, l'estomac et le cæcum plus ou moins spiralé, qui sont en fait deux diverticules ouverts côte à côte dans le « vestibule », zone qui marque la jonction de l'œsophage et de l'intestin. Le cæcum peut, de même que l'estomac, être isolé du reste du tube digestif par des valvules ou des sphincters. La portion intestinale reçoit, juste avant d'atteindre l'anus, le conduit du « sac de l'encre », vésicule où est produite la substance noirâtre que l'Animal rejette par l'anus lorsqu'il est inquiété. La bouche est entourée de deux lèvres circulaires, l'une externe et lisse, l'autre interne et papilleuse; il s'y ajoute, chez les Décapodes, une membrane buccale formée d'un cercle de petites digitations reliées entre elles par une membrane et sur lesquelles apparaissent quelquefois de minuscules ventouses. Entre les lèvres font saillie les mâchoires en bec de perroquet, mues par des muscles très puissants. En arrière des mâchoires, la cavité buccale est presque comblée par l'odontophore, qui ne laisse aux aliments qu'un étroit passage entre deux lobes palatins, garnis de denticules chez les Coleoidea et glandulaires chez le nautile. L'odontophore porte une radula typique à rangées successives de cinq dents. La cavité buccale reçoit les sécrétions de cinq glandes salivaires : la glande subradulaire en position médiane, sous l'odontophore, les glandes salivaires antérieures, paires, situées à l'arrière de la masse buccale, enfin, les glandes salivaires postérieures placées à l'avant du foie et dont le conduit traverse le collier nerveux. Chez la pieuvre, ces dernières sécrètent une toxine très active sur le système nerveux des crabes. L'œsophage forme un tube droit chez les Décapodes; par contre il se renfle en jabot chez le nautile. Comme l'estomac, le vestibule et le jabot, l'œsophage est recouvert d'une mince cuticule tandis que le cæcum et l'intestin ont un revêtement muqueux. La glande digestive



A. Margiocco

► *Système nerveux de seiche* **(Sepia officinalis)** *: nt, nerf des bras tentaculaires; nb, nerf brachial; gb, ganglion buccal; gc, ganglion cérébroïde; gp, ganglion pédieux; go, ganglion optique; gs, ganglion stellaire; gbr, ganglion brachial; gg, ganglion gastrique; np, nerf palléal.*



est divisée en foie et en pancréas, sauf chez le nautile, et ses conduits débouchent dans le cæcum.

Système nerveux. Bien que présentant certaines particularités, le système nerveux des Céphalopodes est organisé sur le même plan que celui des autres Mollusques; mais on y observe une céphalisation très accentuée par la fusion des centres principaux. Le collier œsophagien est conservé, mais les ganglions cérébroïdes forment un véritable « cerveau ». Cet organe, généralement protégé par un « crâne » cartilagineux, montre des lobes avec des zones composées de grandes cellules nerveuses qui tendent à avoir une fonction motrice et d'autres régions à petites cellules qui participent à l'intégration sensorielle et interviennent dans le phénomène de la mémoire.

Latéro-ventralement, une paire de massifs nerveux sous-œsophagiens correspond à l'union des ganglions pédieux et pleuro-viscéraux. Les pédoncules optiques bien développés aboutissent à de gros ganglions optiques; ils portent, à la base de ces derniers, une glande optique dont l'ablation entraîne l'arrêt du développement des organes génitaux; par contre, la section des pédoncules optiques a l'effet inverse, ce qui semble indiquer que le cerveau a une action inhibitrice sur les gonades.

De la partie antérieure des ganglions pédieux partent huit nerfs destinés aux bras (nerfs brachiaux) et, chez les Décapodes, deux nerfs tentaculaires. Des ganglions pleuro-viscéraux naissent de forts nerfs destinés aux branchies et au manteau. Sur ces derniers, appelés nerfs palléaux, s'intercalent deux volumineux ganglions stellaires situés près de la base externe de l'entonnoir. Du cerveau part en avant un collier nerveux qui porte les ganglions buccaux; c'est le système stomatogastrique. La disposition des centres nerveux est moins claire chez le nautile, où les ganglions cérébroïdes forment une bande assez uniforme.

Appareil circulatoire. C'est un système clos dans lequel la pression sanguine conserve une valeur élevée. Entre les artérioles et les veinules s'interpose un système complexe de capillaires. Du cœur, logé dans le péricarde, le sang est poussé dans deux aortes, l'une antérieure, l'autre postérieure, et son retour s'effectue par des veines caves qui gagnent les branchies, puis deux oreillettes (Coleoidea), ou quatre (Nautiloidea). C'est exclusivement chez les Coleoidea que des cœurs branchiaux, placés à la base des branchies, favorisent l'entrée du sang dans ces organes et portent des « appendices des cœurs branchiaux ». Tout le sang qui a circulé dans l'organisme s'oxygène dans les branchies avant de pénétrer dans les oreillettes. L'aorte antérieure donne, outre deux artères ophtalmiques, huit artères brachiales. En arrière, la veine cave qui traverse les reins porte de nombreux « appendices rénaux ».

Le sang contient de l'hémocyanine; il se forme dans un organe hématopoïétique, le corps blanc de Hansen, situé dans chaque capsule optique.

Appareil respiratoire. L'eau parvient sur les cténidies, non plus par des mécanismes ciliaires comme chez les autres Mollusques, mais grâce aux muscles du manteau ou de l'entonnoir (nautile). Les cténidies sont très plissées et s'insèrent dans la face supérieure de la cavité palléale. Les lamelles branchiales partent d'une sorte de lame axiale, dont le bord antérieur est occupé par la veine branchiale efférente. En dessous de celle-ci se trouve la veine branchiale afférente.

Appareil excréteur. Sur la face postérieure de la masse viscérale deux sacs rénaux contenant l'urine laissent voir par transparence la grosse branche de la veine cave qui les traverse; celle-ci porte de petites masses à aspect de choux-fleurs, les appendices des corps rénaux ou corps lymphoïdes : c'est là qu'a lieu une bonne partie de l'excrétion. Il semble que les appendices des cœurs branchiaux et le pancréas participent à cette fonction.

Appareil reproducteur. Chez tous les Céphalopodes, les sexes sont séparés. Le transfert du sperme à la femelle s'opère par un ou plusieurs bras modifiés en *hectocotyles.* Chez les seiches et les calmars, c'est le bras ventral gauche qui est transformé; par contre, *Architeuthis* possède, entre deux bras ventraux modifiés, un « pénis » énorme qui atteint 78 cm de long et dépasse de 55 cm l'ouverture palléale (Clarke, 1966).

L'hectocotyle des Octopodes semble être le plus perfectionné; celui de l'argonaute, d'*Ocythoe,* de *Tremoctopus* (formes sans spermatophores), qui contient l'extrémité du « vas deferens », est abandonné dans la femelle où il s'autotomise avant d'être expulsé. Chez le nautile c'est le *spadix,* groupe de quatre tentacules modifiés, qui assure le transfert du sperme. Les spermatophores sont des étuis complexes qui, en explosant dans le milieu adéquat, libèrent les spermatozoïdes.

Physiologie

Changements de coloration. Comme on l'a vu, les chromatophores les déterminent par action réflexe.

Luminescence. Un certain nombre de Céphalopodes possèdent en des points variés de leur corps des organes lumineux ou *photophores* capables de produire une lumière continue ou intermittente et même d'en modifier la couleur. L'émission de lumière est intrinsèque lorsque des cellules spécialisées, les *photocytes,* sont le siège de réactions chimiques particulières, ou extrinsèque lorsqu'elle résulte de la présence de Bactéries lumineuses.

La luminescence est d'origine intracellulaire chez la plupart des Céphalopodes, mais les photophores y sont tantôt simples *(Spirula, Cranchia),* tantôt complexes *(Lycoteuthis, Chiroteuthis, Mastigoteuthis).* Les photocytes se groupent en général en une masse assez dense, entourée de conjonctif formant réflecteur vers l'arrière, et se compliquent souvent d'une lentille traversée par le faisceau lumineux *(Watasenia scintillans, Abraliopsis, Enoploteuthis).* Dans bien des cas, le revêtement extérieur des photophores contient des chromatophores, de sorte qu'il forme un écran de couleur variable.

Heteroteuthis dispar et *Sepiolina nipponensis* sont bien connus pour leur luminescence d'origine extracellulaire. Leurs organes lumineux se situent sur le sac de l'encre et, sous l'influence de stimulations, ils évacuent par l'entonnoir une sécrétion brillante.

La luminescence des Sépiolidés et de plusieurs calmars a une autre origine. Les photophores, iridescents sur l'individu vivant, sont de petits organes ovoïdes



J. Lecomte. C.N.R.S. Laboratoire de Banyuls-sur-mer.

▲ ***Jeune Céphalopode, ici*** **Loligo vulgaris*****, âgé de deux jours et long de 6 mm.***

ou piriformes dont l'intérieur très plissé contient des granulations et des Bactéries lumineuses. Ces organes sont revêtus d'une couche réfléchissante et ils se compliquent d'une sorte de cristallin. La lumière émise est souvent jaune (spirule, calmar), bleue *(Watasenia)*, blanche ou rouge *(Lycoteuthis diadema)*.

Locomotion. La propulsion par jet n'est pas le seul mode de déplacement des Céphalopodes.

Les pieuvres se meuvent avant tout grâce à leurs bras très mobiles, qui, en s'appliquant alternativement sur les roches, donnent l'impression que l'Animal glisse sans effort. Lorsqu'elles sont menacées, les pieuvres parviennent à se déplacer promptement en rejetant de l'eau par l'entonnoir. Les seiches effectuent de petits déplacements par ondulation de leurs nageoires latérales; cependant, celles-ci, longues et étroites, ne sont pas adaptées à la nage rapide. Les calmars portent comme les *Ommastrephes* des nageoires plus courtes, plus larges qu'ils utilisent sans doute surtout comme des stabilisateurs. Ces nageoires se rabattent contre le corps en cas de nage rapide par jet. S'aidant de leurs nageoires, ils effectuent hors de l'eau des bonds étonnants.

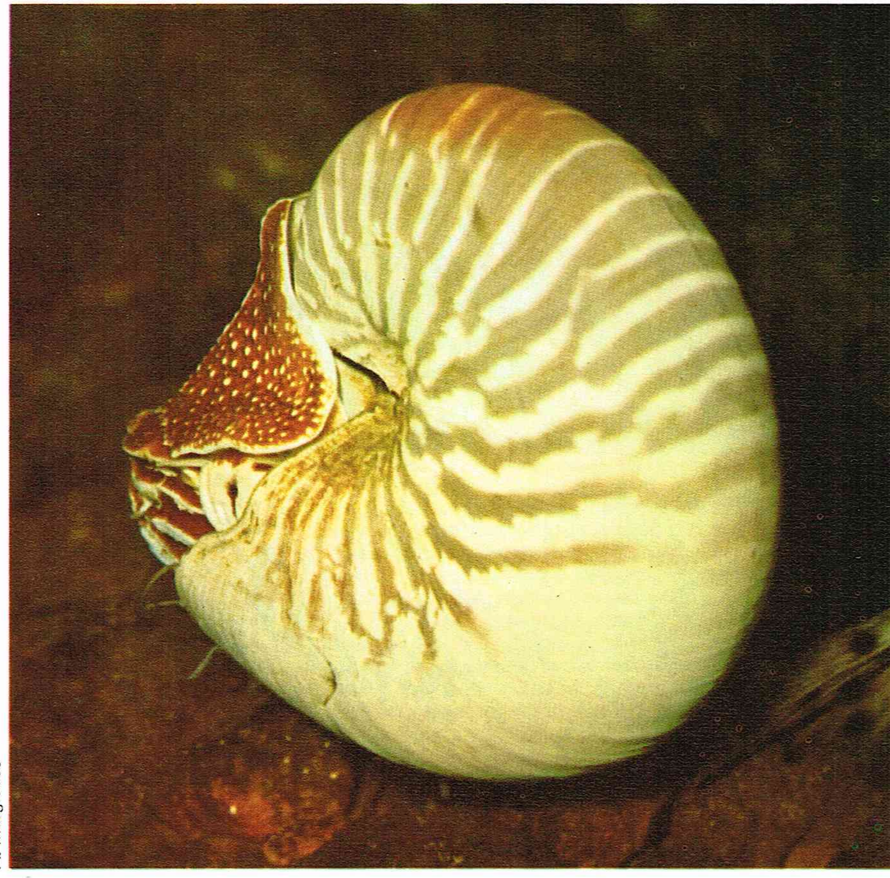
Les *Cranchia,* bien qu'ils puissent aussi se déplacer par jet, flottent en général assez passivement et leur corps, curieusement compartimenté, peut alors être comparé à un appareil hydrostatique muni de ballasts. Leur flottabilité résulte de la concentration d'ions ammonium dans leur corps.

Quelques petites formes littorales, comme *Rossia* et *Sepiola,* semblent être assez sédentaires; elles s'enfouissent sous une mince couche de sable pour chasser à l'affût. Quant au nautile, la coquille qu'il porte ralentit beaucoup ses déplacements.



A. Margiocco

▲ *Œufs de seiche; leur taille varie de 7 à 9 mm de diamètre.*
▼ *Coquille de nautile (enroulée en spirale logarithmique) blanche et colorée de flammules. Des cloisons transversales la divisent intérieurement en loges dont la dernière est, seule, occupée par l'Animal.*



A. Margiocco

Capture des proies. A l'exception d'une seule forme de profondeur, dont l'examen du contenu stomacal n'a révélé que des débris d'Algues, il semble que tous les Céphalopodes soient des carnassiers plus ou moins féroces. Les moyens qui sont utilisés pour capturer les proies sont variés. Dans l'ensemble, le régime alimentaire des jeunes consiste en petits Animaux (Crustacés, Annélides, Chétognathes, Mollusques), alors que celui des adultes comprend des Animaux de plus grande taille.

Les Céphalopodes capturent leurs proies soit en les poursuivant, s'ils sont des nageurs rapides, soit par surprise en se mettant à l'affût, soit, encore, en explorant les fonds meubles ou les anfractuosités des roches. Nombreux sont les Œgopsides de haute mer qui, souvent en bancs considérables, suivent les migrations de Poissons tels que les harengs, les maquereaux et les morues. Plus près des côtes, les seiches se nourrissent de crevettes qu'elles capturent en se plaçant à l'affût sous une mince couche de sable ou en disséminant par leur jet d'eau le sable où logent ces Crustacés. Certains Œgopsides transparents ou colorés attendent, immobiles, l'approche de proies et projettent sur elles leurs bras tentaculaires qui peuvent être fort longs *(Chiroteuthis)*. Quant aux pieuvres, elles chassent les crabes ou d'autres Crustacés ainsi que des Mollusques qu'elles ramènent à leur terrier avant de les dévorer.

Reproduction et *développement*. Au cours de l'accouplement, c'est le bras hectocotyle qui introduit les spermatozoïdes ou les spermatophores dans la cavité palléale de la femelle (calmar) ou les dépose sur une zone glandulaire de la membrane buccale (seiche) ou parfois même sur un réceptacle voisin de l'orifice génital *(Rossia, Sepiola)*. L'accouplement, précédé de préludes, de caresses, devient parfois un acte brutal et violent. Le mâle peut empoigner la femelle par la tête (seiche) ou enlacer son manteau. Le mâle des sépioles retourne la femelle sur le dos avant d'introduire ses spermatophores dans la cavité palléale.

Le comportement des seiches s'observe aisément dans de grands aquariums lors de la période de reproduction. La présence d'une femelle à proximité d'un mâle provoque un rapide changement de coloration. Les zébrures noires et blanches s'accentuent beaucoup et les yeux se congestionnent. Le mâle prend une attitude d'intimidation, se place au-dessus de la femelle, la suit dans ses déplacements, manœuvre pour écarter l'un de ses bras ventraux, puis la saisit brusquement par la tête et dépose les spermatophores sur le côté ventral de sa membrane buccale. L'accouplement des argonautes a souvent été mal interprété car on attribuait à l'hectocotyle le pouvoir de se détacher du mâle et de se déplacer jusqu'à la femelle. En réalité, comme on l'a vu, il se détache du corps du mâle après l'acte sexuel.

A l'époque de la reproduction, beaucoup de Céphalopodes effectuent des migrations plus ou moins importantes vers le littoral. Les œufs sont pondus dans les herbiers, sur les Algues, dans les anfractuosités des roches. Leur nombre et leur taille sont très variables; ainsi la pieuvre pond jusqu'à quatre cent mille œufs de petite taille et la seiche de deux cents à cinq cents œufs de 7 à 9 mm de diamètre. La ponte forme des cordons plus ou moins longs, ou en forme de saucisses, que la mère fixe au substratum. La femelle de l'*Octopus* prend le plus grand soin de ses œufs; celle de l'argonaute les conserve dans sa pseudocoquille.

SYSTÉMATIQUE

Les Céphalopodes actuels se répartissent en deux sous-classes : celle des Nautiloidea et celle des Coleoidea.

Sous-classe des Nautiloidea ou Tétrabranchiaux

Seuls Céphalopodes pourvus d'une coquille externe cloisonnée, ces Animaux sont représentés par le genre *Nautilus* de l'Indo-Pacifique *(N. pompilius)*. Le grand groupe fossile des *Ammonoidea* a de nombreux points communs avec cette sous-classe.

Sous-classe des Coleoidea ou Dibranchiaux

Cette vaste sous-classe se divise en trois ordres inégaux : Decapoda, Octopoda, Vampyromorpha.

Ordre des Decapoda

Outre huit bras semblables, les Décapodes possèdent deux bras tentaculaires adaptés à la capture des proies.

Sous-ordre des Teuthoïdes

Les Teuthoïdes sont de deux types selon que la chambre antérieure de l'œil est close par une cornée (Myopsida) ou largement ouverte (Œgopsida).

Les *Myopsides* ne comprennent que la famille des *Loliginidae,* restreinte à la zone néritique. *Loligo vulgaris,* le calmar commun, a une vaste répartition.

Les *Œgopsides* rassemblent de nombreuses familles de Décapodes océaniques.

La famille des *Architeuthidae* est remarquable par les dimensions des représentants du seul genre qu'elle contient, *Architeuthis.* Ces Animaux, surtout abondants dans les eaux de Terre-Neuve, atteignent vraisemblablement, pour une longueur totale de 17 m, le poids d'une tonne. *Architeuthis* a donné lieu à de nombreuses légendes, mais il demeure mal connu.

Les *Ommastrephidae,* relativement communs en surface le jour, sont des nageurs très puissants. *Ommastrephes bartrami,* l'un des « calmars volants », effectue, sans doute lorsqu'il est pourchassé, des bonds tels qu'il retombe parfois sur le pont des navires. Il est capable d'attaquer des Poissons ou même des congénères de sa propre taille. Les jeunes *Illex* se nourrissent de Crustacés; adultes, ils pourchassent les harengs et les maquereaux, qu'ils tuent d'une morsure en arrière de la tête, et sont mangés par des morues et d'autres Poissons. *Todarodes sagittatus,* qui apparaît presque chaque année en bancs immenses sur les côtes d'Islande, recherche surtout les harengs. Les bonds qu'il effectue hors de l'eau atteignent une grande hauteur. On le trouve fréquemment dans l'estomac des germons, des morues, des dauphins. La forme voisine, *T. pacificus,* donne lieu au Japon à une pêche importante. C'est ainsi que 600 780 tonnes y ont été pêchées en 1952.

Les *Onychoteuthidae* sont aussi des « calmars volants ». Les photophores de leur cavité palléale émettent une lumière bleu pâle.

Les *Bathyteuthidae,* relativement abondants dans l'Antarctique, se capturent surtout entre 700 et 2 000 m de profondeur et même jusqu'à près de 5 500 m.

Les *Enoploteuthidae,* de petite taille, sont bien représentés dans diverses mers, notamment vers le Japon par les genres *Abralia, Abraliopsis, Watasenia* et *Enoploteuthis* ainsi que dans l'Atlantique par *Pterygoteuthis, Pyroteuthis* et *Enoploion. Watasenia* a des photophores très différenciés sur ses bras et ses globes oculaires. 652 000 tonnes en ont été pêchées au Japon en 1963.

Dans la famille des *Octopoteuthidae, Veranya sicula (Octopoteuthis sicula)* se rencontre en Méditerranée.

Les *Lycoteuthidae* forment une famille remarquable par la diversité et le nombre des photophores. *Lycoteuthis diadema (Thaumatolampis)* possède cinq photophores sous chaque œil, huit sur la face inférieure du corps et quatre sur une paire de bras. C'est à son sujet que Chun écrivait : « On aurait dit que le corps était orné d'un diadème de gemmes brillantes. Les organes moyens des yeux brillaient de bleu outremer, les latéraux d'un éclat nacré. Ceux qui étaient en avant de la face inférieure du corps donnaient une lumière rouge rubis, ceux qui étaient en arrière étaient blanc de neige ou nacrés, sauf le médian qui était bleu ciel. »

Les *Histioteuthidae* ne sont pas moins remarquables, si l'on en juge d'après les étonnantes descriptions d'*Histioteuthis ruppelli* faites par Vérany à Nice.

Dans la famille des *Chiroteuthidae, Chiroteuthis lacertosa* a des bras tentaculaires démesurément longs, garnis d'un photophore à l'extrémité, ce qui a fait dire qu'« il pêche au fanal et à la ligne ».

La famille des *Lepidoteuthidae* comprend le genre *Lepidoteuthis* qui semble être recouvert d'écailles.



C. Rives - Cedri

▲ **Sepia officinalis :** *la locomotion des seiches s'effectue par jet; les nageoires la facilitent par l'ondulation de leurs bords.*

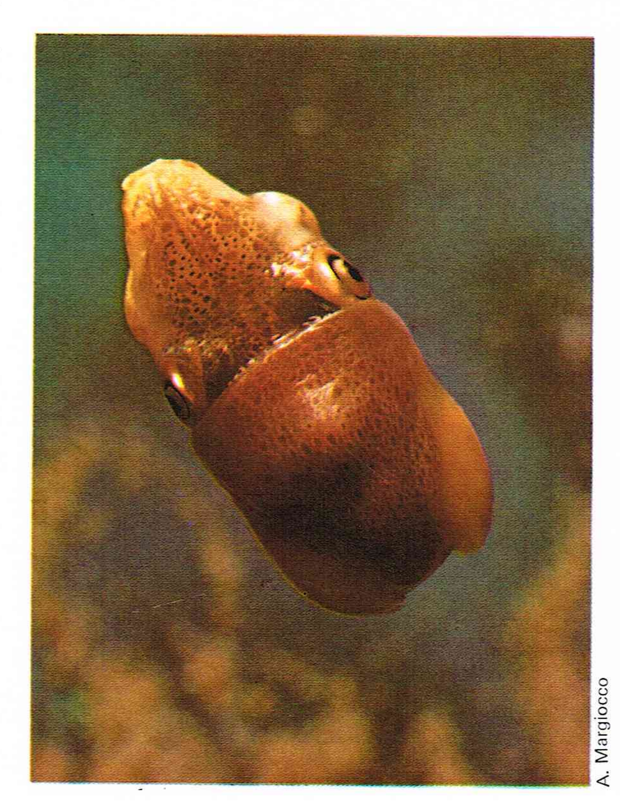
Les *Cranchiidae* comprennent, outre certains genres adaptés à la flottaison, les genres *Sandalops, Toxeuma et Bathothauma,* dont les yeux sont portés par de longs pédoncules. *B. lyromma,* pour sa part, n'a que huit bras fort réduits et deux longs tentacules.

Sous-ordre des Sépioïdes

Ce sous-ordre comprend les trois familles des *Sepiidae, Sepiolidae* et *Spirulidae. Sepia officinalis* est la seiche commune. *Sepiola* et *Rossia* sont de plus petite taille. Les spirules, dont le test cloisonné et disjoint abonde sur certaines plages, vivent en profondeur, sans doute en essaims.

Ordre des Octopoda

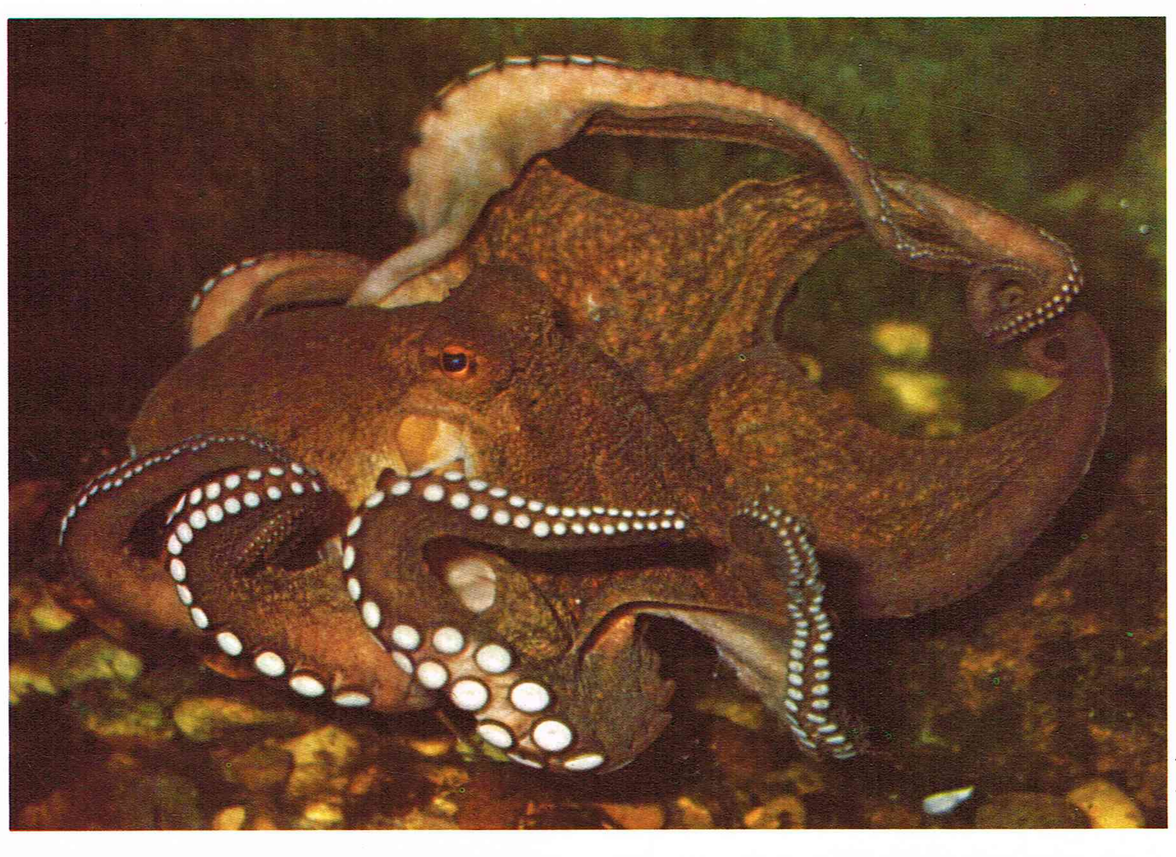
On y distingue deux sous-ordres, les Polypoidea et les Cirroteuthoidea.



A. Margiocco

◀ **Heteroteuthis dispar** *se caractérise, à l'encontre de la plupart des autres Céphalopodes, par une luminescence d'origine extracellulaire. Chez cette espèce, les organes lumineux se situent sur le sac de l'encre; sous l'influence de stimulations, ils évacuent par l'entonnoir une sécrétion brillante.*

▶ *Dans la famille des Octopodidae, l'espèce* Octopus vulgaris *est la plus connue. Les pieuvres se meuvent grâce à leurs bras très mobiles réunis par une membrane à la base. Carnassières, elles se nourrissent de Mollusques, de Crabes ou d'autres Crustacés qu'elles saisissent de leurs bras et portent à leur bouche.*



A. Margiocco

▼ Argonauta argo *femelle. Le dimorphisme sexuel est très accentué; le mâle est vingt fois plus petit que la femelle dans cette famille des Argonautidae.*



A. Margiocco

Le premier de ces sous-ordres comprend, entre autres, la famille des *Octopodidae,* dont le genre *Octopus* est le plus connu. Dans cette même famille, il faut mentionner les *Hapalochlaena* et particulièrement *H. lunulata,* qui est une petite pieuvre des côtes d'Australie dont la morsure est mortelle. Le venin de ses glandes salivaires contient une toxine qui provoque la paralysie des muscles respiratoires. Les Polypoidea sont aussi représentés par les *Argonautidae,* formes chez lesquelles le mâle est vingt fois plus petit que la femelle.

Dans la famille des *Cirroteuthidae,* les individus ont de longs bras réunis par une ample membrane brachiale. Comme un certain nombre d'autres Octopodes, les *Cirrothauma* ont un corps très mou, de consistance gélatineuse.

Ordre des Vampyromorpha

Cet ordre se réduit au seul genre *Vampyroteuthis,* sorte de petit Octopode à nageoires réduites et à bras réunis par une palmure. Ces Animaux ont conservé cependant une « plume » réduite. *Vampyroteuthis* ne possède ni hectocotyle, ni sac de l'encre. Son tégument est brun-rouge sombre ou noirâtre, comme c'est souvent le cas pour les Animaux de profondeur. Les photographies benthiques ont révélé que l'Animal utilise divers modes de locomotion : nage lente grâce aux nageoires ou au jet et fuite par action des bras et de la membrane.

BIBLIOGRAPHIE

FISCHER-PIETTE E. et FRANC A., *Aplacophores, Polyplacophores, in* GRASSÉ P. P., *Traité de zoologie,* vol. V, t. 2, Paris, 1960 - ID., *Ibid., Scaphopodes,* vol. V, t. 3, 1968. - FRANC A., *Bivalves, in* GRASSÉ, P. P., *Traité de zoologie,* vol. V,t. 2, 1960 - ID., *Ibid., Gastéropodes,* vol. V, 3, 1968. - FRETTER V. et GRAHAM A., *British Prosobranch Molluscs,* Londres, 1962. - GERMAIN L., *Mollusques terrestres et fluviatiles, Faune de France,* n°s 21 et 22, Paris, 1930-1931. - GRASSÉ P. P., POISSON R. et TUZET O., *Zoologie,* vol. I, *Invertébrés,* Paris, 1961. - JAECKEL S., *Cephalopoden,* Leipzig, 1958. - LANE F. W., *The Kingdom of the Octopus,* Londres, 1957. - MORTON J. E., *Molluscs,* Londres, 1958. - PRUVOT-FOL A., *Mollusques Opisthobranches, Faune de France* n° 58, Paris, 1954. - WENZ W., *Gastropoda,* vol. I, Berlin, 1938. - WILBUR K. M. et YONGE C. M., *Physiology of Mollusca,* vol. I, II, Londres, 1964, 1966. - ZILCH A., *Gastropoda, in* WENZ, Berlin, 1959-1960.

A.R. Devez - Jacana

LES PARARTHROPODES

On regroupe sous le terme de « Pararthropodes », les Onychophores, les Tardigrades et les Pentastomides.

ONYCHOPHORES OU PÉRIPATES

Les représentants de la classe des Onychophores sont des Animaux terrestres, d'origine très ancienne, constituant un groupe très homogène. Ils vivent, pour la plupart, dans des biotopes humides, sont généralement photophobes et se meuvent avec lenteur. Leur taille varie d'une quinzaine de millimètres à une quinzaine de centimètres chez certaines femelles de Péripatidés. Leur corps, allongé, a l'aspect de celui d'une Annélide ; l'extrémité antérieure porte des antennes annelées, insérées dorsalement et des tentacules oraux situés latéralement sur la face ventrale. Viennent ensuite un certain nombre d'anneaux (quatorze à quarante-trois) qui portent chacun une paire de pattes, appelées lobopodes, terminées par deux griffes.

La *paroi du corps* est constituée par une cuticule souple, chitineuse, sujette à des mues, perméable à l'eau et à l'oxygène, par un épiderme formé de cellules polyédriques contenant le pigment cutané, par un conjonctif à fibres diversement orientées et enfin par plusieurs couches de muscles (circulaires, obliques et longitudinaux). Il existe des *glandes crurales* logées dans les pattes et les sinus latéraux de la cavité générale ; leur fonction est inconnue ; les glandes de la « glu » débouchent au sommet des tentacules oraux.

Le *système nerveux* comprend deux masses ganglionnaires céphaliques d'où partent deux cordons ganglionnaires latéro-ventraux reliés par de nombreuses commissures sous-intestinales.

Les *organes des sens* sont représentés par des papilles épidermiques sensorielles à fonction tactile ou olfactive et par des yeux situés à la base des antennes.

L'*appareil excréteur* est constitué par autant de paires de néphridies qu'il y a de paires de pattes. Les néphridies, semblables à celles des Annélides, débouchent à la base des pattes.

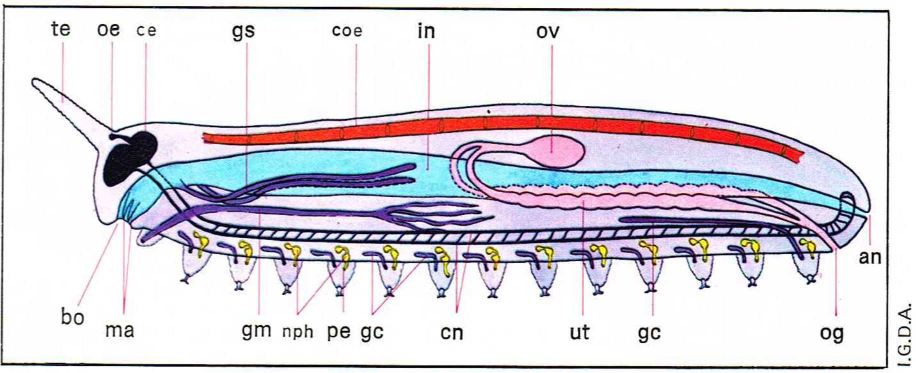
L'*appareil circulatoire* est formé d'un vaisseau dorsal, pulsatile, ou cœur, qui s'ouvre à ses deux extrémités dans le sinus péricardique. Ce dernier contient de nombreuses cellules péricardiales. Au milieu de chaque segment, le cœur présente une paire de fentes (ostioles) bordées de replis valvulaires.

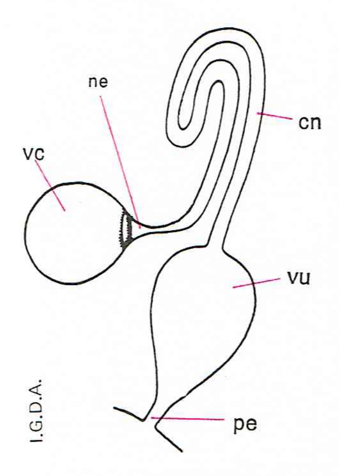
La *respiration* s'effectue essentiellement à l'aide de trachées qui s'ouvrent à la surface du corps par de nombreux orifices stigmatiques.

L'*appareil digestif* est formé d'un tube rectiligne. La bouche ventrale est limitée par un cercle de lobes papillifères, et contient une crête médiane denticulée, ou langue. De part et d'autre de la langue se trouvent les deux paires de lames mandibulaires. Viennent ensuite un pharynx musculeux, un œsophage court et fortement plissé, un intestin très long et un rectum. Les Péripates se nourrissent surtout de petits Insectes et Mollusques qu'ils immobilisent avec la glu, et, également, des fibres du bois pourri.

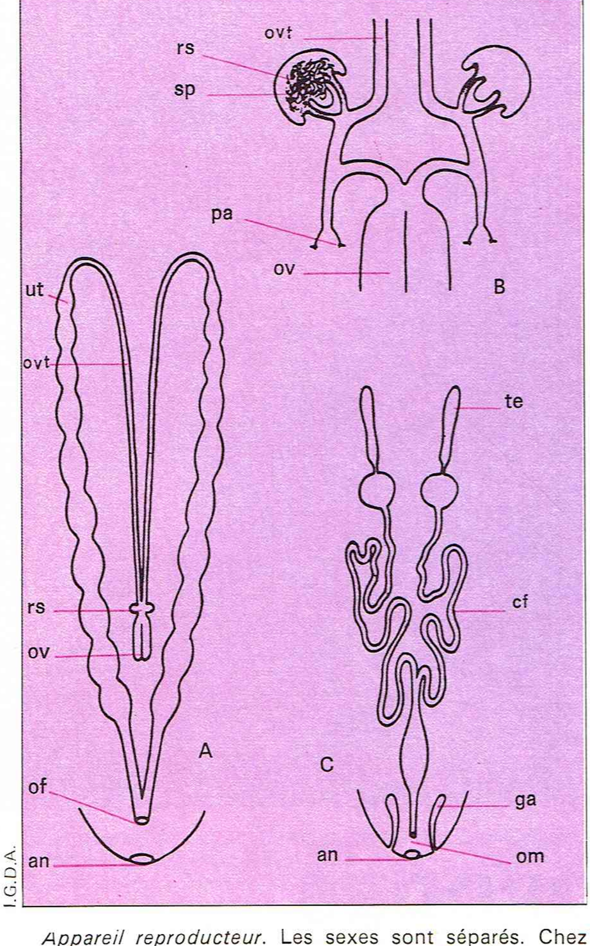
▲ Animaux terrestres, les représentants des Onychophores, ici un Péripate femelle trouvé dans la forêt amazonienne, ont un corps allongé dont l'épiderme formé de cellules polyédriques contient le pigment cutané.

▼ Représentation schématique de l'organisation interne d'un Onychophore : te, tentacule ; œ, œil ; ce, cerveau ; gs, glande salivaire ; cœ, cœur ; in, intestin ; ov, ovaire ; an, anus ; bo, bouche ; ma, mâchoire ; gm, glande mucipare ; nph, néphridie ; pe, pore excréteur ; gc, glande crurale ; cn, cordon nerveux ; ut, utérus ; og, orifice génital.





▲ *Schéma de la métanéphridie d'un Onychophore; cn, canal néphridien; vu, vésicule urinaire; pe, pore excréteur; vc, vésicule coelomique; ne, néphrostome.*

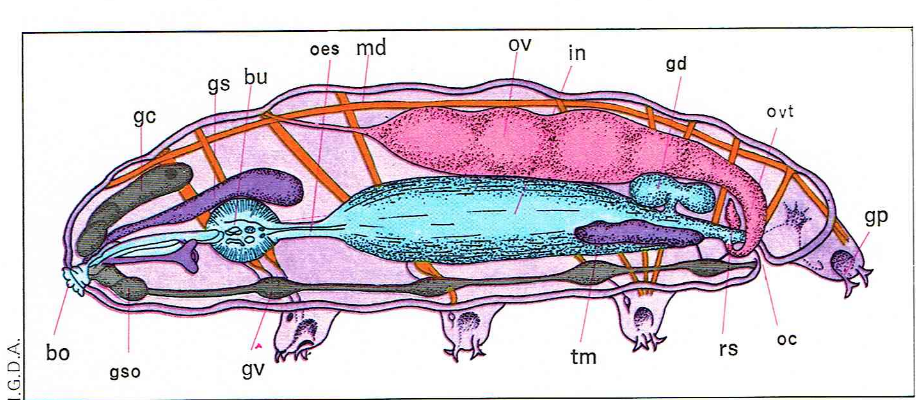


▶ *Schémas de l'appareil génital des Onychophores : A, organes femelles - B, détail - C, organes mâles; an, anus; cf, canal déférent; ga, glande anale; of, orifice génital femelle; om, orifice génital mâle; ov, ovaire; ovt, oviducte. pa, pavillon; rs, réceptacle séminal; sp, spermatozoïde; te, testicule; ut, utérus.*

Appareil reproducteur. Les sexes sont séparés. Chez le mâle il est composé de deux testicules, suivis, chacun, par une vésicule séminale d'où part un canal déférent. Les deux canaux fusionnent en un canal impair dont la première partie renferme les spermatophores et la seconde, musculeuse, constitue un canal éjaculateur. L'appareil génital femelle comprend deux ovaires tubuliformes suivis d'un court atrium médian d'où partent deux courts canaux débouchant chacun dans un canal néphridien fonctionnant comme oviducte. Chaque oviducte s'élargit en utérus. Enfin, les deux utérus s'unissent pour déboucher à l'orifice génital. Presque tous les Onychophores sont vivipares. Chez ceux-ci, l'utérus est subdivisé en une série de chambres incubatrices contenant chacune un œuf. L'œuf s'y développe soit en utilisant son vitellus, soit aux dépens de la mère, en s'unissant à la paroi maternelle par un placenta, soit, encore, en se développant dans un sac trophoblastique qui absorbe un liquide nutritif sécrété par la paroi utérine.

Les Onychophores actuels sont divisés en deux familles séparées par certains caractères morphologiques et par une distribution géographique différente. Les *Péripatidés* vivent dans les régions équatoriales de l'hémisphère Sud et les *Péripatopsidés* se répartissent uniquement dans l'aire australe (au Cap).

▼ *Représentation schématique de l'organisation d'un* **Macrobiotus hufelandi** *femelle (coupe sagittale) : gc, ganglion cérébral; gs, glande salivaire ou buccale; bu, bulbe; œs, œsophage; md, muscle longitudinal dorsal; ov, ovaire; in, intestin; gd, glande dorsale; ovt, oviducte; gp, glande pédieuse; oc, orifice cloacal; rs, réceptacle séminal; tm, tube de Malpighi ou glande excrétrice latérale; gv, ganglion ventral; gso, ganglion sous-œsophagien; bo, bouche.*



BIBLIOGRAPHIE

CUÉNOT L., *les Onychophores, in* GRASSÉ P. P., *Traité de zoologie,* Masson, édit., Paris, 1949, p. 3-37. - GABE M., *Données histologiques sur les organes segmentaires des Peripatopsidae (Onychophores), Arch. Anat. microsc. et morph. expérim.* 46 (3) p. 283-306.

TARDIGRADES

La classe des Tardigrades comprend des Animaux marins d'eau douce ou terrestres; dans ce dernier cas, les espèces ont besoin d'un mince film d'eau pour mener une vie normale. Leur taille varie de 80 μ à 1 mm. Leur corps, vaguement annelé, est à symétrie bilatérale. Ils portent quatre paires de pattes terminées par des griffes ou des doigts en nombre variable et de formes diverses. Le corps présente également de nombreux appendices : les uns, à fonction vraisemblablement sensorielle, sont constitués par des papilles et des cirres; les autres sont des expansions cuticulaires en forme de piquants et de filaments. Il faut signaler que généralement on ne rencontre pas ce dernier type d'appendices chez les Eutardigrades.

La *paroi du corps* est constituée par une cuticule sécrétée par un épiderme formé de grandes cellules plates et en nombre constant pour chaque espèce. La musculature est formée de muscles striés qui s'insèrent sur des saillies intérieures de la cuticule. Chez de nombreux Hétérotardigrades, la cuticule est recouverte par une carapace dorsale faite d'une série de plaques plus ou moins ornées.

Le *système nerveux* est métamérisé, comme celui des Arthropodes. Il comprend un cerveau plurilobé, réuni à un ganglion sous-œsophagien par un collier ganglionnaire. Le ganglion sous-œsophagien est relié à une chaîne ventrale comprenant quatre ganglions bilobés. Le cerveau porte souvent deux taches oculaires.

La *respiration* s'effectue par des échanges gazeux à travers la surface du corps. Il n'y a pas d'appareil circulatoire; ce sont les mouvements du corps qui produisent un brassage constant du liquide cœlomique contenu dans la cavité générale. Il n'existe pas d'appareil excréteur, et on suppose que l'excrétion se fait par l'intermédiaire des glandes salivaires, de l'épithélium de l'intestin moyen ou de glandes rectales (qui n'existent que chez les Eutardigrades).

Le *tube digestif* est rectiligne. La bouche est entourée d'anneaux cuticulaires grâce auxquels elle peut se fixer sur les corps étrangers. Viennent ensuite le tube buccal, de chaque côté duquel se trouvent un stylet perforant et de grosses glandes buccales, le bulbe, l'œsophage (intestin antérieur), l'intestin moyen, et enfin le rectum et l'anus. En général, les Tardigrades se nourrissent de la chlorophylle des cellules végétales. Chez les Hétérotardigrades, la défécation coïncide avec la mue, tandis que chez les Eutardigrades, elle peut se produire à tout moment.

Appareil reproducteur. Les sexes sont séparés. L'appareil génital mâle est composé d'une seule gonade, de deux canaux déférents et d'un gonopore ventral. L'appareil génital femelle comporte également une seule gonade et un oviducte (droit ou gauche), qui aboutit au pore génital ventral. Chez les Hétérotardigrades, le gonopore est situé un peu au-dessus de l'anus; chez les Eutardigrades, il débouche sur la paroi ventrale du rectum, qui devient alors un cloaque auquel est annexé, chez les femelles, un réceptacle séminal. Les Tardigrades sont ovipares. Il existe deux modes de ponte; les œufs à coque ornementée sont pondus isolément ou par petits amas; les œufs lisses sont libérés au moment de la mue et se retrouvent dans la mue abandonnée. Le développement est direct chez les Eutardigrades, alors que, chez les Hétérotardigrades, une métamorphose a lieu au cours des mues.

Les Tardigrades sont répartis en deux groupes : les Hétérotardigrades avec les genres *Batillipes* et *Echiniscoides*, marins, et *Echiniscus*, terrestre; les Eutardigrades avec *Macrobiotus, Hypsibius, Milnesium*, qui ne comprennent pas de genres marins. Les espèces marines vivent

dans les sables marins ou sur les Algues, les espèces d'eau douce dans la lisière moussue des lacs et les Algues; les espèces terrestres se rencontrent dans les Lichens, les Hépatiques et les Mousses. De nombreuses espèces sont cosmopolites et vivent partout où se trouvent les Mousses et les Lichens.

La plupart des Tardigrades présentent des périodes de vie inactive, qui se manifestent selon trois modalités. *L'état asphyxique* est déterminé par un manque d'oxygène dans le milieu; l'Animal s'immobilise, se gonfle d'eau et finit par mourir si le milieu n'est pas à nouveau aéré. *L'enkystement,* assez rare, serait peut-être provoqué par un manque de nourriture. L'individu se rétracte à l'intérieur de sa vieille cuticule épaissie et s'y trouve enkysté. *L'anabiose* apparaît comme un phénomène fréquent chez les Tardigrades des Mousses et des Lichens soumis à des conditions de sécheresse prolongée. Le corps se contracte et prend la forme d'un tonneau, les pieds se rétractent et l'Animal se déshydrate. Le retour à la vie active se fait par absorption d'eau.

BIBLIOGRAPHIE

MAY R. M., 1948, *la Vie des Tardigrades*, éd. Gallimard, Paris, 133 p. - RAMAZZOTI G., 1972, *Il Phylum Tardigrada, Mem. ist. Ital. Idrobiol. 28,* p. 1-732. - RENAUD-MORNANT J., 1970 (1971), *Campagne d'essais du «Jean-Charcot» (3-8 décembre 1968) 8, Meiobenthos II. Tardigrades. Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* Paris, 2e s, *42 (5)* p. 957-969. - RENAUD-MORNANT J., et POLLOCK L. W., 1971, *A Review of the Systematics and Ecology of Marine Tardigrada. Proc. 1st. Intern. Conf. Meiofauna.,* Smithsonian Contr. Zool. 76 p. 109-117.

PENTASTOMIDES OU LINGUATULIDES

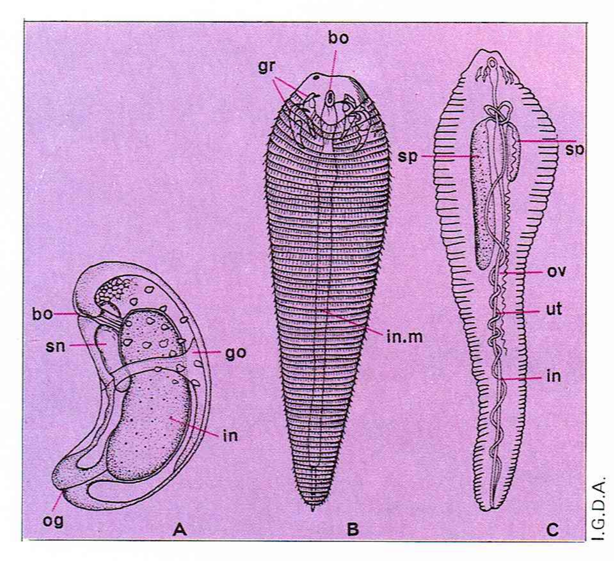
Les Animaux de cette classe sont parasites des organes respiratoires des Vertébrés aériens; leur taille varie de quelques millimètres à une quinzaine de centimètres. Le corps, aplati ou cylindrique, présente une métamérie uniquement tégumentaire. Il comprend une région céphalique courte, un abdomen qui se termine par une région anale peu développée. La tête porte deux petites papilles frontales, la bouche ventrale et, sur les côtés, deux paires d'appendices locomoteurs inarticulés, plus ou moins rétractiles, portant à leur extrémité une forte griffe. Chez les types les plus évolués, seules les griffes subsistent.

La *paroi du corps* est limitée par une cuticule transparente et élastique sujette à des mues. Sous la cuticule se trouve un épiderme monostratifié, puis viennent les fibres musculaires striées, circulaires, longitudinales, obliques ou dorso-ventrales. Outre les glandes frontales, il existe des glandes en rapport avec les griffes, dont la fonction est inconnue. La cuticule présente également de nombreux pores, orifices de petites glandes multicellulaires, peut-être excrétrices.

La *cavité du corps* est vaste et traversée par des mésentères et des cordons musculaires. Elle est remplie d'un liquide incolore ou rougeâtre, contenant des amibocytes. Il n'y a pas de système circulatoire; le liquide cavitaire est brassé par les mouvements du corps. Il n'existe ni appareil respiratoire ni appareil excréteur.

Le *système nerveux* comprend, dans les cas les plus simples (Céphalobénides), une masse cérébroïde formée de deux ganglions unis par une commissure supra-œsophagienne, et une chaîne ventrale de trois ou quatre ganglions peu distincts. Chez les Porocéphalides, le système nerveux central est condensé en une masse ganglionnaire unique presque entièrement sous-œsophagienne, d'où partent huit paires de nerfs latéraux et deux nerfs longitudinaux. Les *organes des sens* sont peu développés et représentés par de simples papilles : deux papilles frontales, un nombre variable de papilles postfrontales, des papilles latérales et une paire de papilles génitales.

L'*appareil digestif* est un tube rectiligne qui comprend trois parties : l'intestin antérieur (pharynx et œsophage) très court, recouvert d'une cuticule chitineuse, l'intestin moyen dont les parois sont formées de hautes cellules glandulaires et absorbantes et enfin l'intestin terminal, ou rectum à cuticule chitineuse. La bouche et l'œsophage sont organisés pour aspirer uniquement de la nourriture liquide par un jeu de pompe. Les Pentastomides adultes sucent du sang pulmonaire ou absorbent le mucus des cavités nasales qu'ils parasitent.



◄ *Schémas d'un Pentastomide,* **Linguatula serrata** : *larve tertiaire immobile (A); larve primaire libérée (B); femelle à l'époque de l'accouplement (C); bo, bouche; gr, griffes; go, gonades; in, intestin; in. m, intestin moyen; og, orifice génital; ov, ovaire; sp, spermathèques ou vésicules copulatrices; sn, système nerveux; ut, utérus.*

Appareil reproducteur. Les sexes sont séparés et les mâles, généralement plus petits que les femelles, ont une vie plus courte. L'appareil génital femelle est constitué par un ovaire dorsal et impair, une paire d'oviductes qui se réunissent en un court canal médian, une paire de vésicules copulatrices qui débouchent, de même que l'oviducte commun, dans un long tube utéro-vaginal qui s'ouvre à l'orifice génital. L'appareil génital mâle est plus complexe et plus variable. Chez *Linguatula serrata,* il est composé de deux testicules qui aboutissent à une vésicule séminale impaire, d'où partent deux cæcums éjaculateurs très musculeux qui projettent le sperme dans deux canaux déférents entourés de cellules glandulaires. Les canaux déférents se prolongent par le cirre, long tube grêle, enroulé en spirale dans la poche du cirre à laquelle est annexée latéralement une cavité très musculeuse qui renferme un crochet. Le cirre et le crochet se dévaginent lors de l'accouplement, qui a lieu à l'intérieur de l'hôte parasité.

Développement et cycle biologique. Les œufs sont petits et pauvres en vitellus. Leur segmentation est totale et aboutit à un embryon. Les œufs embryonnés sont rejetés à l'extérieur. En général, le développement se poursuit chez un hôte intermédiaire, souvent un petit herbivore ou omnivore (Mammifère, Poisson, grenouille), chez lequel la coque se dissout et où la larve dite primaire est libérée. De l'intestin grêle, elle gagne d'autres organes où elle s'enkyste et subit une série de mues en donnant une larve secondaire, puis une larve tertiaire. Lorsque l'hôte intermédiaire est dévoré par l'hôte définitif (serpents, crocodiles, Oiseaux, Mammifères), la larve tertiaire deviendra adulte. Les Céphalobénides n'ont pas d'hôte intermédiaire obligatoire dans leur cycle évolutif; leur développement est direct.

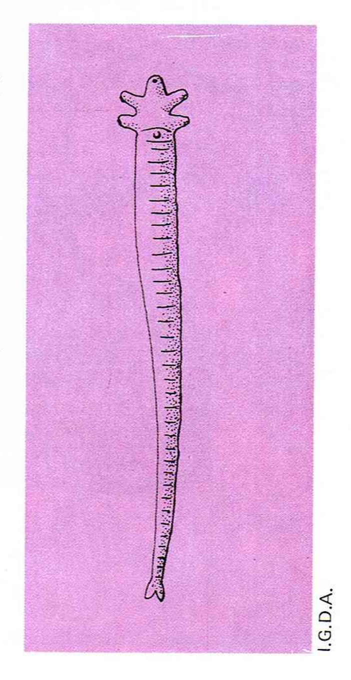
Les Pentastomides sont divisés en deux ordres :

Dans l'ordre des *Céphalobénides, Cephalobaena tetrapoda,* parasite des poumons de serpents néo-tropicaux, paraît avoir conservé de nombreux caractères archaïques de sa classe. Chez les *Porocéphalides,* nous citerons *Linguatula serrata,* dont les larves parasitent le lapin, et les adultes les sinus frontaux et nasaux de Canidés (surtout chien et loup).

BIBLIOGRAPHIE

CUÉNOT L. *Les Pentastomides,* in GRASSÉ P. P., *Traité de zoologie,* t. 6, Paris, 1949. - DOUCET J., 1965, *Contribution à l'étude anatomique, histologique et histochimique des Pentastomes (Pentastomida).* Thèse d'État, Paris série A, n° 4554, n° d'ordre 5401.

▼ **Cephalobaena tetrapoda,** *parasite des poumons de serpents néo-tropicaux, paraît avoir gardé nombre de caractères archaïques de sa classe.*



H. Chaumeton - Jacana

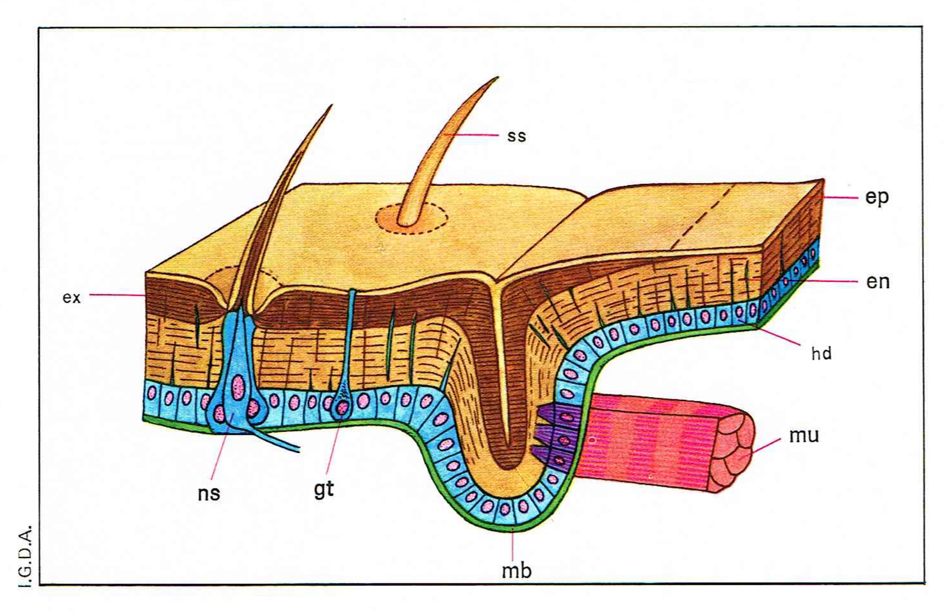
LES ARTHROPODES

▲ *Un représentant de l'embranchement des Arthropodes : la langouste.*

▼ *Coupe schématique du tégument des Arthropodes : ss, soie sensorielle ; ep, épicuticule ; en, endocuticule ; hd, hypoderme ; mu, muscle ; mb, membrane basale ; gt, glande tégumentaire ; ns, neurone sensoriel ; ex, exocuticule.*

Les Arthropodes constituent le plus important des embranchements du règne animal, avec plus d'un million d'espèces vivantes décrites, ce qui représente près des quatre cinquièmes de la faune mondiale connue. Si des caractères communs font de cet embranchement un ensemble homogène et bien défini, ses éléments manifestent cependant une étonnante diversité, qui porte à la fois sur la morphologie, sur la physiologie et sur l'écologie. On range en effet parmi les Arthropodes des Animaux aussi différents d'aspect que les crabes, les crevettes, les araignées, les scorpions, les tiques, les mille-pattes, les scarabées, les mouches et les libellules. Leur taille varie d'une fraction de millimètre chez des Acariens parasites à près de 4 m d'envergure chez le crabe géant du Japon. On les rencontre partout, aussi bien sur la terre ferme que dans les eaux continentales ou marines, du pôle Nord au continent antarctique, des fosses océaniques les plus profondes jusqu'au sommet du mont Éverest.

Ajoutons que les principaux groupes d'Arthropodes semblent s'être partagé les milieux dans lesquels la vie est possible. Les Arachnides, les Myriapodes et surtout les Insectes ont peuplé toutes les surfaces émergées, alors que les Crustacés conquéraient le domaine aquatique et particulièrement les immensités océaniques.



I.G.D.A.

Organisation générale

Les *téguments,* qui recouvrent le corps et les appendices, sont constitués par une couche interne, l'*hypoderme*, et une couche externe protectrice, la *cuticule*. L'hypoderme se compose d'une couche unique de cellules non ciliées qui peuvent sécréter des soies, des poils ou des épines ; il inclut également des glandes de divers types et des terminaisons nerveuses sensorielles. La cuticule est une formation rigide qui assure une protection mécanique et l'imperméabilité aux gaz et aux liquides, sauf au niveau des surfaces respiratoires. Elle comprend une *endocuticule* épaisse, souple, avec plusieurs assises formées, l'une avant, les autres après la mue, une *exocuticule* dure et une *épicuticule* extrêmement mince. Les constituants chimiques de la cuticule sont principalement une protéine hydrosoluble, l'*arthropodine*, et un polysaccharide azoté, la *chitine*. Chez les Crustacés et chez les Myriapodes Diplopodes, les téguments sont souvent imprégnés de sels calcaires qui leur confèrent une dureté particulière ; ceux des régions articulaires sont plus minces et plus riches en chitine et ont ainsi une souplesse qui permet l'exécution des mouvements.

Les téguments sont fréquemment colorés soit en raison de la présence de pigments dans l'hypoderme, en dessous, ou encore dans la cuticule, soit en raison de la structure

physique de cette dernière, qui provoque des phénomènes d'interférences. Les formations cuticulaires recouvrent la surface externe du corps, constituant ainsi l'*exosquelette*, mais elles s'étendent en outre aux organes d'origine ectodermique, comme les intestins antérieur et postérieur, ainsi qu'aux organes respiratoires. De plus, un ensemble d'invaginations rigides fournissent une base d'insertion aux muscles du corps et constituent l'*endosquelette*.

La nature même du revêtement cuticulaire, qui peut être souple et flexible, mais n'est plus extensible lorsqu'il est complètement formé, ne permet pas l'accroissement continu du corps, tel qu'on l'observe chez les autres Animaux. La croissance d'un Arthropode, à partir de sa naissance, s'effectue par palliers, grâce au mécanisme de la *mue;* au cours de son développement, il rejette à plusieurs reprises son enveloppe chitineuse, l'*exuvie,* et, à chaque fois, en règle générale, sa taille et son poids augmentent. Le processus de mue, qui s'accompagne souvent de profonds remaniements morphologiques (métamorphoses), est sous la dépendance de sécrétions hormonales; il s'accomplit selon des modalités diverses suivant les groupes : dans certains cas, chez les Chélicérates et les Insectes, par exemple, chaque espèce présente un nombre déterminé de stades, et l'Animal ne grandit plus dès qu'il a acquis la forme adulte; par contre, dans d'autres cas, chez la majorité des Crustacés notamment, les mues sont de plus en plus espacées, mais se poursuivent jusqu'à la période de sénescence.

Régions du corps. On considère généralement que les Arthropodes et les Annélides ont une même origine, et, de fait, dans les deux embranchements, le corps, à symétrie bilatérale, est fondamentalement formé d'une série de segments semblables, ou *métamères*, ou *somites*. Cependant, chez les Annélides, les processus embryologiques conduisent à la formation d'un nombre variable de segments identiques en arrière de la tête, ou *prostomium*, alors que, chez les Arthropodes, des arrêts de croissance, des fusions partielles ou totales de segments et des disparitions d'appendices entraînent la différenciation de régions morphologiquement et physiologiquement spécialisées, ou *tagmes*. Certaines de ces zones peuvent encore révéler de façon très apparente la métamérie originelle, mais, bien souvent, celle-ci ne se manifeste plus qu'indirectement, par la présence d'appendices.

Chaque segment arthropodien comprend typiquement une enveloppe tégumentaire, renforcée par des pièces rigides, les *sclérites*. On distingue un *tergum*, ou *tergite*, dorsal, et un *sternum*, ou *sternite*, ventral, qui sont unis par des pièces latérales, ou *pleurites*. L'anatomie interne comporte des éléments musculaires, des éléments vasculaires, une paire de ganglions nerveux, une paire d'organes d'excrétion, ou néphridies. A chaque segment est également annexée une paire d'appendices. Les différentes régions du corps n'ont pas la même origine segmentaire dans les diverses classes d'Arthropodes et la terminologie utilisée pour les désigner varie en conséquence.

La région céphalique résulte de la fusion d'une partie primitive, l'*acron,* homologue du *prostomium* des Annélides, avec un nombre de segments variable suivant les groupes. L'ensemble est désigné sous le nom de *tête,* de *céphalon* ou de *prosome*. La tête des Trilobites, connus seulement à l'état fossile, est la plus primitive : elle est formée de cinq segments dont les quatre derniers portent des appendices semblables à ceux du reste du corps. Chez les Mandibulates, la tête inclut trois segments postbuccaux dont les appendices sont masticateurs. Quant aux Chélicérates, ils n'ont pas de région céphalique distincte, ce qui est lié à l'absence d'appendices buccaux spécialisés.

Le tronc, c'est-à-dire la partie du corps qui succède à la tête et qui précède la pièce terminale postérieure, ou *telson,* peut être formé par une suite de segments, souvent très nombreux et tous semblables : c'est le cas des Myriapodes. Chez les Crustacés on distingue généralement dans le tronc une région antérieure, le *péréion,* et une région postérieure, le *pléon*. Le péréion est souvent désigné sous le nom de *thorax* et le pléon sous le nom d'*abdomen,* par analogie avec les régions correspondantes du corps des Insectes, bien que ces régions ne

Embranchement des ARTHROPODES

Sous-embranchement des TRILOBITOMORPHES

Sous-embranchement des CHÉLICÉRATES

Classe des Mérostomes
Classe des Arachnides
Classe des Pycnogonides

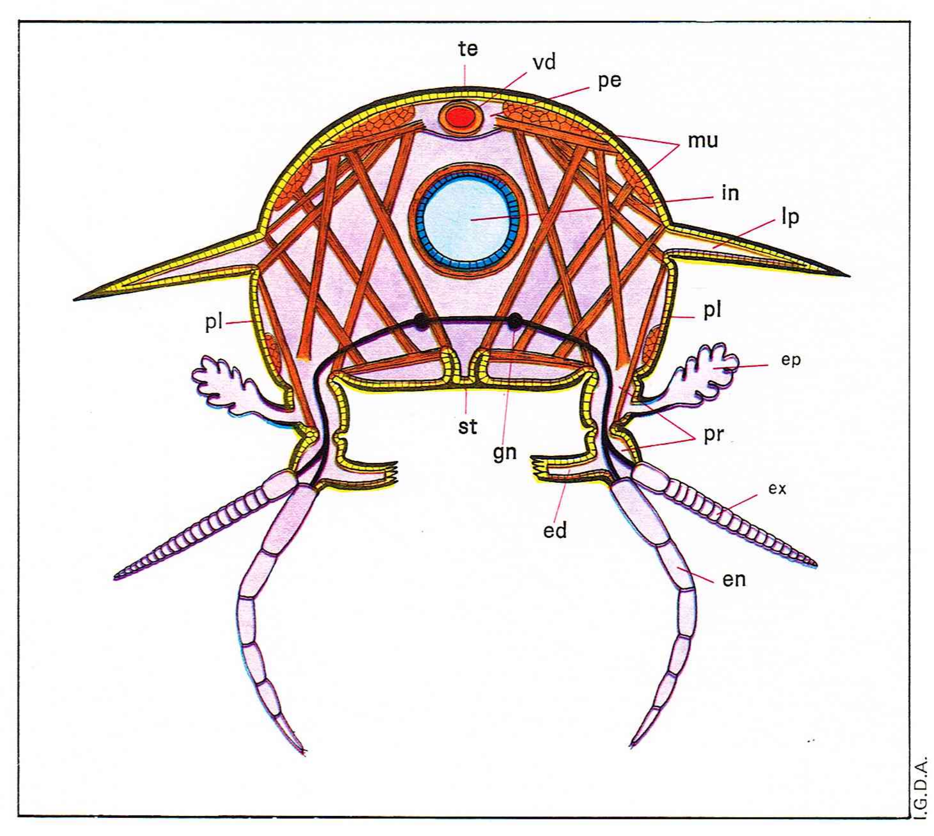
Sous-embranchement des MANDIBULATES

Classe des Crustacés
Classe des Myriapodes
Classe des Insectes

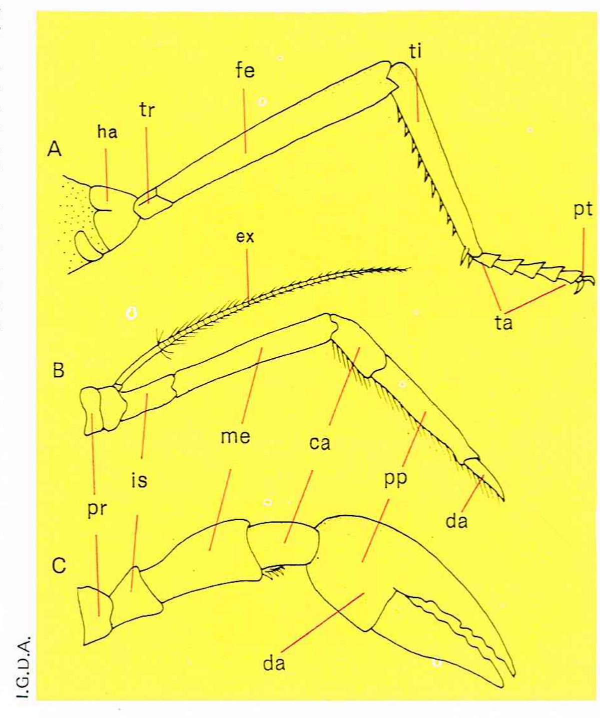
soient pas homologues dans les deux groupes. Chez les Chélicérates, qui, nous l'avons dit, n'ont pas une tête individualisée, l'ensemble du corps est divisé en un *prosome*, avec une paire de *chélicères* correspondant aux antennes des Crustacés, cinq paires d'appendices à rôle sensoriel ou locomoteur, et un *opisthosome* de treize segments sans appendices ou à appendices très modifiés.

Appendices. Les premiers Arthropodes possédaient sans doute des appendices pairs, tous semblables et à fonction locomotrice. On pense aussi que l'appendice

▼ Représentation schématique de la coupe transversale du thorax d'un Arthropode : te, tergite; vd, vaisseau dorsal; pe, cavité péricardique; mu, muscles; in, intestin; lp, lope pleural; pl, pleurite; ep, épipodite; pr, protopodite, ou sympodite; ex, exopodite; en, endopodite; ed, endite (lame masticatrice); gn, ganglion nerveux; st, sternite.



▶ *Types divers d'appendices dans l'embranchement des Arthropodes. A) patte d'Insecte : ha, hanche; tr, trochanter; fe, fémur; ti, tibia; ta, tarse; pt, prétarse; B) appendice biramé de Crustacé; C) chélipède, ou pince de Crustacé : pr, protopodite; is, ischiopodite; me, méropodite; ca, carpopodite; pp, propodite; da, dactylopodite; ex, exopodite.*



primitif était fondamentalement de type biramé, composé d'une partie basilaire, triarticulée, le *sympodite,* et de deux rames multiarticulées, l'une interne, l'*endopodite,* l'autre externe, l'*exopodite*. Au cours de l'évolution, les appendices se sont différenciés et ont acquis une morphologie correspondant à leurs spécialisations respectives; les uns ont conservé une fonction locomotrice, soit ambulatoire, soit natatoire, d'autres sont devenus sensoriels, masticateurs, préhensiles, respiratoires, etc. Dans la plupart des cas, la rame externe a disparu, la structure biramée n'étant plus actuellement observée que chez certains Crustacés. Les homologies que l'on peut rechercher chez tous les Arthropodes portent ainsi essentiellement sur la partie basilaire et sur la rame interne. Les soudures ou les divisions secondaires des articles, survenues au cours de l'évolution des différentes classes, rendent d'ailleurs difficile l'établissement d'homologies et les termes différents employés pour désigner les différents articles reflètent ces difficultés. Des correspondances sont généralement admises entre les articles des appendices des grandes classes d'Arthropodes. On distingue deux régions principales : un *coxite*, qui correspond au sympodite, et un *télopodite,* équivalent de l'endopodite (terme utilisé pour les Crustacés). Certains articles, comme la *précoxa,* ne sont pas individualisés chez les formes actuelles.

Par contre, il existe fréquemment des subdivisions secondaires : chez beaucoup d'Opilions (Arachnides) le tarse est formé d'un grand nombre de petits articles et, chez les Insectes, il peut en compter jusqu'à cinq. La segmentation typique est en général observée sur les pattes ambulatoires. Les appendices hautement spécialisés présentent des fusions qui réduisent considérablement le nombre des segments, mais on peut encore déceler certaines homologies : ainsi, la partie masticatrice de la mandibule des Crustacés correspond à une pièce coxale et le *palpe mandibulaire* au vestige d'un endopodite.

Parmi les différenciations des appendices, il en est une qui est visible chez de nombreux Arthropodes, c'est celle qui transforme une paire de pattes en *pinces* destinées à la capture ou à la contention des proies : chez les homards et les crevettes, le propode d'une ou de plusieurs paires de pattes thoraciques présente un prolongement latéral qui forme avec le dactyle une pince terminale. On observe des différenciations comparables chez les Pseudoscorpions et les Scorpions.

Le système nerveux, comme celui des Annélides, se compose d'un cerveau et d'une chaîne ganglionnaire ventrale. Le cerveau, situé dans la partie antérieure du corps, se divise en trois parties : le *protocérébron,* qui comprend des centres d'associations et les centres optiques; le *deutocérébron,* qui innerve les antennules des Crustacés et les antennes des Myriapodes et des

Correspondance entre les segments des appendices dans les principales classes d'Arthropodes

Section de l'appendice		*Segment typique*	*Mérostomes*	*Arachnides*	*Crustacés*	*Myriapodes*	*Insectes*
coxite		*précoxa* *coxa* *basis*	— *coxa*	— *coxa (ou hanche)*	*(précoxa)* *coxa* *basis*	— *(subcoxa)* *coxa*	*(subcoxa)* *coxa* *(ou hanche)*
télopodite	*section fémorale*	*préischion*	—	—	*(préischion)*	—	—
		ischion	*préfémur*	*trochanter (ou préfémur)*	*ischion*	*trochanters (ou préfémur)*	*trochanter*
		mérus	*fémur*	*fémur*	*mérus*	*fémur*	*fémur*
	section tibiale	*carpe*	*(patelle) + tibia*	*patelle* *tibia*	*carpe*	*tibia*	*tibia*
		propode	*tarse*	*basitarse* *tarse*	*propode*	*tarse*	*tarse*
		dactyle	*post-tarse*	*apotèle (ou prétarse)*	*dactyle*	*prétarse*	*prétarse*

Insectes (il est peu développé ou absent chez les Chélicérates, qui n'ont pas d'antennes); le *tritocérébron*, formé de deux ganglions réunis par une commissure postœsophagienne, qui est, chez les Crustacés, le point de départ des nerfs des antennes, et, chez les Chélicérates, de ceux des chélicères. La chaîne nerveuse ventrale, unie par des connectifs au tritocérébron, comporte une paire de ganglions par segment; chaque ganglion émet deux paires de nerfs dorsaux, moteurs, et une paire ventrale, sensitive. Le *système stomogastrique* ou *sympathique*, connecté avec le tritocérébron, innerve la partie antérieure du tube digestif.

Organes des sens. Les Arthropodes peuvent percevoir les odeurs, les goûts, les vibrations, les propriétés du substratum, grâce à des soies et à des poils sensoriels différenciés. Les organes de la vision sont de deux types : des yeux simples, ou *ocelles*, et des yeux composés. L'ocelle se compose d'une cornée chitineuse formant le système optique et d'une assise de cellules rétiniennes entourées d'une couche de cellules pigmentaires qui peuvent sécréter un bâtonnet, le *rhabdomère*. La réunion des rhabdomères de plusieurs cellules contiguës forme un *rhabdome*. Les yeux composés comprennent un grand nombre d'éléments simples, ou *ommatidies*, jusqu'à vingt mille par œil chez les Insectes. Chaque ommatidie est formée d'une *cornéule* transparente, superficielle, d'un *cône*, ou cristallin, réfringent, de cinq à dix cellules rétiniennes qui sécrètent un *rhabdome* et se prolongent par des fibres nerveuses, ainsi que de cellules pigmentaires qui entourent l'ommatidie.

L'*appareil digestif* se compose de trois parties : l'intestin antérieur *(stomodéum)* et l'intestin postérieur *(proctodéum)* sont d'origine ectodermique, alors que l'intestin moyen *(mésentéron)* est une formation endodermique. L'intestin antérieur comprend généralement un pharynx et un œsophage et ceux-ci présentent souvent des différenciations qui leur permettent de remplir la fonction d'appareils de succion ou de trituration des aliments. A l'intestin moyen sont annexés des diverticules glandulaires *(cæcums)* dont les sécrétions ont un rôle digestif. Les tubes de Malpighi sont des organes excréteurs situés à la jonction des intestins moyen et postérieur, et présents chez presque tous les Arthropodes terrestres.

Appareil respiratoire. Les Arthropodes les plus primitifs et ceux dont la cuticule est très mince n'ont pas d'appareil respiratoire : chez eux, les échanges gazeux s'effectuent à travers les téguments. Cependant, chez la plupart des formes aquatiques, la respiration est assurée par des branchies, qui sont en général des différenciations de certains appendices. Quant aux Arthropodes terrestres, ils sont dotés d'organes respiratoires variés, suivant les groupes. Certains Arachnides ont des poumons, situés à l'intérieur de cavités du thorax et formés de lamelles empilées. Le plus souvent la respiration se fait par des trachées, invaginations tubulaires, souvent ramifiées, anastomosées, s'ouvrant par des *stigmates*.

Appareil circulatoire. Les Arthropodes ne possèdent pas un réseau vasculaire clos comparable à celui des Annélides ou des Vertébrés, ce qui est en rapport avec la réduction du cœlome chez les adultes. Il existe bien un cœur, qui est dorsal, et des artères, mais le sang qui sort de ces dernières se répand dans la cavité du corps, ou *hémocèle*, et baigne les organes. Il retourne dans un sinus péricardique par des sinus veineux, et pénètre dans le cœur par des ostioles. Le sang des Arthropodes est rouge, vert, bleu ou incolore, suivant la nature des pigments respiratoires; ceux-ci peuvent être de l'*hémoglobine*, ou fréquemment de l'*hémocyanine*.

Appareil excréteur. Les glandes excrétrices des Arthropodes représentent des vestiges du cœlome, qui est très réduit chez les adultes. Ce ne sont plus des néphridies métamériques comme chez les Annélides, mais des glandes localisées dans certains segments : *glandes antennaires* ou *glandes maxillaires* chez les Crustacés, *reins labiaux* ou *maxillaires* chez les Diplopodes, les Chilopodes et certains Insectes, *glandes coxales* chez les Chélicérates. Nous avons mentionné plus haut, à propos de l'appareil digestif, d'autres organes excréteurs, propres aux Arthropodes terrestres : les tubes de Malpighi.

Reproduction

La disposition métamérique primitive des gonades a presque disparu chez les Arthropodes actuels. Ces glandes sont paires ou réunies en un organe unique, et il n'y a plus trace de segmentation. Il y a toujours deux conduits génitaux, ou *gonoductes*, même si la gonade est impaire, mais ces conduits peuvent confluer dans une poche qui s'ouvre par un pore unique. Les orifices génitaux, qu'il y en ait deux ou un seul, sont situés à un niveau du corps qui varie suivant les groupes, et aussi, quelquefois, suivant le sexe. Chez les mâles, certains appendices de la région génitale sont souvent modifiés en organes copulateurs, ou *gonopodes*. D'autres appendices, éloignés de cette région, peuvent également jouer un rôle dans la copulation : c'est le cas, par exemple, des pédipalpes des Araignées et des antennules de certains Crustacés Copépodes. Les femelles possèdent parfois des appendices différenciés qui constituent un *ovipositeur*, ou *oviscapte*, utilisé au cours de la ponte. Les sexes sont séparés, sauf chez les Crustacés, où des groupes entiers sont hermaphrodites. On observe de nombreux cas de parthénogenèse cyclique ou géographique chez les Insectes, les Crustacés, les Myriapodes et les Arachnides.

Les Arthropodes sont ovipares, sauf quelques Insectes et Chélicérates (certains Scorpions et Acariens) qui sont vivipares. Les œufs, riches en vitellus, et d'assez grande taille en général, présentent une segmentation superficielle. Dans de rares cas, ils sont petits, pauvres en vitellus, et leur segmentation est alors totale. Chez la plupart des Chélicérates et chez certains Crustacés, le développement est direct, c'est-à-dire que l'Animal atteint une forme voisine de celle de l'adulte au cours de sa vie embryonnaire. Cependant, chez tous les autres Arthropodes, le jeune qui vient d'éclore est une larve qui a des caractères morphologiques et un mode de vie propres, souvent très différents de ceux de l'adulte. Après une métamorphose, ou après plusieurs stades larvaires séparés par des métamorphoses, l'organisme atteindra l'état adulte, caractérisé par le développement complet de l'appareil reproducteur.

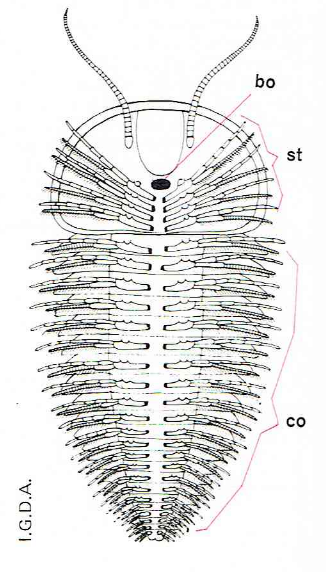
Origine et évolution

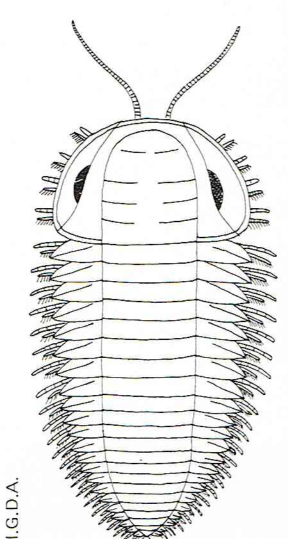
Les Arthropodes ont vraisemblablement eu, au Précambrien, des ancêtres alliés aux Annélides. Cette parenté est attestée, non par des documents paléontologiques, puisque les deux embranchements se sont différenciés à une époque qui n'a pas laissé de fossiles reconnaissables, mais par de nombreuses preuves anatomiques et embryologiques, notamment la structure métamérique de la chaîne ganglionnaire ventrale, et la persistance de certains éléments d'origine cœlomique, comme les néphridies.

Au cours de l'évolution, les Arthropodes se sont séparés des Annélides en acquérant une cuticule chitineuse, des gonades non segmentées, des appendices articulés, en même temps que le cœlome se réduisait considérablement et que les cils vibratiles disparaissaient totalement. A cause de l'ancienneté de la différenciation des grands groupes d'Arthropodes, qui se traduit par l'absence de fossiles significatifs, l'établissement des rapports phylétiques à l'intérieur de l'embranchement est très incertain. On peut immédiatement en séparer les trois petits groupes sans doute indépendants, à caractères mixtes d'Annélide et d'Arthropode : Onychophores, Tardigrades et Pentastomides.

Quant aux trois sous-embranchements d'Arthropodes vrais, ils se sont différenciés avant le Cambrien. Le plus primitif, par la structure de la région céphalique et par la similarité de tous les appendices postoraux, dont aucun n'est masticateur, est celui des Trilobites. Il est éteint depuis la fin de l'ère primaire.

Les rapports des Trilobites avec les deux autres sous-embranchements sont toujours discutés. Cependant, on suppose généralement que ce sont les Chélicérates qui sont les plus proches des Trilobitomorphes et qu'ils pourraient dériver d'une souche commune.





D. Mercier - Jacana

▲ *En haut, schéma d'un Trilobite vu par sa face ventrale : bo, bouche ; st, quatre paires de stomatopodes ; co, cormopodes. En bas, représentation schématisée d'un Trilobite du Cambrien, vu par sa face dorsale.*

▲▶ *Un Trilobite du Cambrien :* **Paradoxites sp.**

Les plus primitifs des Chélicérates sont les Mérostomes, marins, dont une famille s'est maintenue jusqu'à nos jours. Un autre ordre marin, celui des Gigantostracés, est apparu à l'Ordovicien. Avant que ce groupe ne s'éteigne, au Carbonifère, certains de ses représentants s'étaient adaptés à la vie terrestre et il est possible que les premiers Scorpions, puis les autres Arachnides, en soient issus, alors qu'une autre lignée poursuivait dans les océans une évolution indépendante et aboutissait aux Pycnogonides.

Les premiers Mandibulates étaient certainement des Arthropodes marins. A partir du Cambrien, ils ont évolué dans deux voies écologiques distinctes : les uns, restés dans le domaine marin, formaient la classe des Crustacés, alors que les autres, adaptés à la vie hors de l'eau, donnaient naissance aux diverses classes de Myriapodes. La souche des Insectes est sans doute l'une de ces classes, mais les opinions diffèrent à cet égard.

SYSTÉMATIQUE

L'embranchement des Arthropodes se divise en Trilobitomorphes, Chélicérates, et Mandibulates.

Les *Trilobitomorphes,* connus à l'état fossile seulement, sont caractérisés par la structure primitive de la tête ; celle-ci est formée de cinq segments qui sont recouverts d'un bouclier semi-circulaire, et dont le premier est doté d'une paire d'antennes, alors que les quatre autres portent chacun une paire d'appendices biramés. Les segments suivants, en nombre variable suivant les espèces, sont pourvus d'appendices biramés, identiques à ceux de la région céphalique.

Chez les *Chélicérates,* la tête n'est pas individualisée et il n'y a ni antennes ni appendices céphaliques spécialisés pour la trituration des aliments ; il existe par contre une paire de *chélicères* qui occupent une position préorale et ont une fonction préhensile. Les Chélicérates comprennent trois classes : les *Mérostomes,* marins, en grande partie éteints, les *Arachnides,* terrestres, à de rares exceptions près, et les *Pycnogonides,* petit groupe marin aberrant.

Les *Mandibulates,* ou *Antennates,* ont une tête distincte, une ou deux paires d'antennes et trois paires d'appendices buccaux différenciés. Ils se répartissent en trois classes : les *Crustacés,* en majorité aquatiques, les *Myriapodes* et les *Insectes,* qui sont, au contraire, des Animaux essentiellement terrestres.

TRILOBITOMORPHES

On réunit dans le sous-embranchement des Trilobitomorphes la classe des Trilobites ainsi que quelques groupes également éteints dont la position systématique est douteuse. Les Trilobites représentent un groupe important d'Arthropodes marins, qui a connu son extension maximale au Cambrien, pour disparaître au cours du Permien. Le corps d'un Trilobite, déprimé dorsoventralement, se compose de la tête, ou *céphalon,* d'un thorax pluriarticulé et du *pygidium.* La face dorsale est divisée en trois parties par deux sillons longitudinaux (d'où le nom de Trilobite).

Le *céphalon* est toujours composé de cinq segments et recouvert d'un bouclier semi-circulaire prolongé



Ph. Frédéric - Jacana

▲ ***Les Mérostomes sont des Arthropodes Chélicérates marins, à respiration branchiale, en grande partie éteints. Ici, l'une des rares espèces représentées dans la faune actuelle, la limule*** **Tachypleus gigas**

postérieurement par les *pointes génales*. La région médiane, ou *glabelle,* porte plusieurs paires de sillons latéraux et, souvent, des facettes et des épines. De part et d'autre de la glabelle se trouvent les *joues;* chacune de celles-ci est divisée par une ligne sinueuse, ou *suture faciale,* en une *joue fixe,* soudée à la glabelle, et en une *joue mobile,* sur laquelle est situé un gros œil composé. La carapace qui recouvre la tête s'étend par-dessous, en formant une large plaque convexe, l'*hypostome,* qui couvre la bouche. De chaque côté de l'hypostome s'insère une antenne multiarticulée. Chacun des quatre segments postérieurs porte une paire d'appendices biramés dont la rame interne semble avoir un rôle locomoteur, alors que la rame externe est pourvue de lamelles pectinées qui seraient des branchies.

Le *thorax* est formé de deux à quarante-quatre segments. Chaque tergite comprend une partie médiane renflée et deux *plèvres* latérales qui peuvent se prolonger par des *pointes pleurales*. Ventralement, sur chaque segment, se trouve une paire d'appendices semblables à ceux de la région céphalique.

Le *pygidium* est constitué par un nombre variable de segments qui, contrairement à ceux du thorax, sont soudés, mais sont aussi armés de pointes latérales; le dernier segment peut se prolonger en une pièce terminale plus ou moins aiguë, le *telson*.

On ne connaît pratiquement rien de l'anatomie interne des Trilobites. En revanche, on sait que le développement larvaire comportait de nombreuses mues et que l'Animal passait par une série de phases marquées par l'accroissement progressif du nombre des segments thoraciques. Le plus grand Trilobite connu mesurait 75 cm de longueur, mais cette taille était exceptionnelle et, le plus souvent, les dimensions de l'Animal étaient comprises entre 3 et 10 cm. Tous les Trilobites étaient marins, mais on peut déduire de leurs particularités morphologiques que leurs modes de vie étaient variés : certaines espèces étaient benthiques et fouisseuses, alors que d'autres devaient nager et mener une vie planctonique. La plupart étaient littorales, mais on suppose que les espèces à gros yeux vivaient à grande profondeur. On a décrit plus de quatre mille espèces de Trilobites, qui sont rangées dans de nombreuses familles, groupées en quatre ordres. La classification est fondée sur la forme et l'ornementation du céphalon et du pygidium, ainsi que sur le nombre, la forme et l'ornementation des segments thoraciques.

CHÉLICÉRATES

Les quelques soixante mille espèces actuelles ou éteintes qui constituent cet important sous-embranchement des Arthropodes présentent un caractère commun : elles portent dans la région antérieure de la tête une paire de *chélicères,* appendices comptant un petit nombre d'articles et à fonction préhensile. La possession de ces appendices est le lien apparent entre les Chélicérates, et les oppose aux autres Arthropodes, qui en sont dépourvus, mais sont dotés d'antennes. D'autres caractères, concernant la structure générale du corps, confèrent une unité réelle à ce groupe, par ailleurs diversifié dans sa morphologie et sa biologie.

Le corps des Chélicérates est divisé en deux grandes régions physiologiquement spécialisées : le *prosome,*


Milwaukee - Jacana

▲ *Seuls représentants vivants de l'ordre des Xiphosures, les limules (ici* Limulus polyphemus) *vivent dans deux régions géographiques distinctes : Indo-Pacifique d'une part, et côtes atlantiques d'Amérique du Nord d'autre part. L'Animal acquiert sa forme adulte (50 à 60 cm de long) après une dizaine d'années marquées de mues successives.*

en général non segmenté, porte les appendices à fonctions locomotrices, préhensiles, masticatrices et sensorielles; l'*opisthosome,* ou abdomen, souvent segmenté, dont les appendices sont absents ou très modifiés et peu nombreux, est en partie occupé par les organes de digestion et de reproduction.

La question des rapports phylétiques entre les différents ordres de Chélicérates est encore fortement controversée. Nous distinguerons ici trois classes : les Mérostomes, les Arachnides et les Pycnogonides, que certains considèrent comme un sous-embranchement distinct.

MÉROSTOMES

Les Mérostomes sont des Chélicérates aquatiques, à respiration branchiale. Ils sont représentés par de nombreuses formes fossiles et par un petit nombre d'espèces vivantes appartenant à une famille unique. On distingue plusieurs ordres, dont les principaux sont les Xiphosures et les Gigantostracés.

Ordre des Xiphosures

Le corps des limules, seuls représentants actuels d'un groupe apparu au Dévonien et dont on connaît un nombre élevé de formes fossiles, se divise en un prosome et un opisthosome sur lequel s'articule un long aiguillon, le telson. Le prosome est protégé par une large carapace dorsale semi-circulaire qui se prolonge par des pointes postérieures; fortement bombée, formée d'une couche chitineuse épaisse et de couleur verdâtre, cette carapace est ornée de trois crêtes longitudinales et porte deux yeux simples, médians, et deux yeux composés, latéraux. Ventralement sont insérées six paires d'appendices, les chélicères, à trois articles, et cinq paires ambulatoires, à sept articles. Tous les appendices, sauf ceux de la dernière paire, se terminent en pince.

L'opisthosome n'est pas segmenté dorsalement mais est armé de six paires d'épines mobiles latérales. Sur sa face ventrale, on observe une paire d'appendices non segmentés, les *chilaria,* situés en arrière de la bouche, ainsi que l'opercule génital, plaque impaire qui recouvre les deux orifices génitaux, et cinq paires de pattes foliacées pourvues de branchies.

La nourriture, constituée surtout par des Mollusques, est saisie par les chélicères, triturée par les lames maxillaires des pattes, puis passe dans un gésier d'où sont régurgités les fragments de coquilles. La digestion s'effectue dans de volumineux cæcums qui débouchent dans l'intestin. L'anus s'ouvre à la base du telson.

L'appareil circulatoire comprend un cœur dorsal doté de huit paires d'ostioles, des artères et un système de lacunes, qui permet la circulation du sang et son oxygénation au niveau des branchies.

Le système nerveux est formé d'une masse cérébrale qui se prolonge en un collier périœsophagien englobant tous les ganglions du prosome et les deux premiers ganglions de l'opisthosome; la chaîne ventrale réunit cinq ganglions. Les organes des sens sont représentés par trois paires d'yeux, dont une ventrale, non fonctionnelle chez l'adulte, et un organe frontal à rôle olfactif.

Les sexes sont séparés et les œufs sont déposés dans le sable par les femelles, puis fécondés par les mâles. Après l'éclosion, la limule passe par une série de stades larvaires, dont certains sont dits *trilobitiformes* en raison de leur ressemblance avec certains Trilobites. L'Animal acquerra ensuite la forme adulte, puis, après une série de mues qui s'étaleront sur une dizaine d'années, atteindra sa taille maximale (50 à 60 cm).

Les cinq espèces actuelles de limules vivent dans deux régions géographiques séparées, d'une part dans l'Indo-Pacifique (mer de Chine, Indonésie, Nouvelle-Guinée), et, d'autre part, le long des côtes atlantiques d'Amérique du Nord, où l'on rencontre l'espèce la mieux connue, *Limulus polyphemus.* Les limules fréquentent les eaux littorales, marchant sur le sable, dans lequel elles peuvent s'enfouir rapidement; elles sont aussi capables de nager rapidement, mais toujours dans une curieuse position, le ventre en l'air.

Ordre des Gigantostracés

Les Gigantostracés, connus seulement à l'état fossile, sont les plus grands des Arthropodes puisque certains atteignent une taille supérieure à 2 m. Le prosome, non segmenté, est recouvert d'un bouclier qui porte deux gros yeux; les appendices comprennent une paire de chélicères et cinq paires ambulatoires de forme et de dimensions variables suivant les espèces. L'opisthosome compte douze segments, dont les cinq premiers sont pourvus de feuillets branchiaux; le telson terminal est en forme de palette ou d'aiguillon rappelant celui des Scorpions, d'où le nom de « scorpions de mer » qui désigne parfois ces Animaux.

Les deux cents espèces de Gigantostracés décrites ont vécu pendant l'ère primaire, du Silurien au Permien. La plupart étaient des formes marines ou saumâtres, mais certaines, parmi les plus récentes, ont été trouvées dans des dépôts lacustres ou même terrestres.

D. Giussani

ARACHNIDES

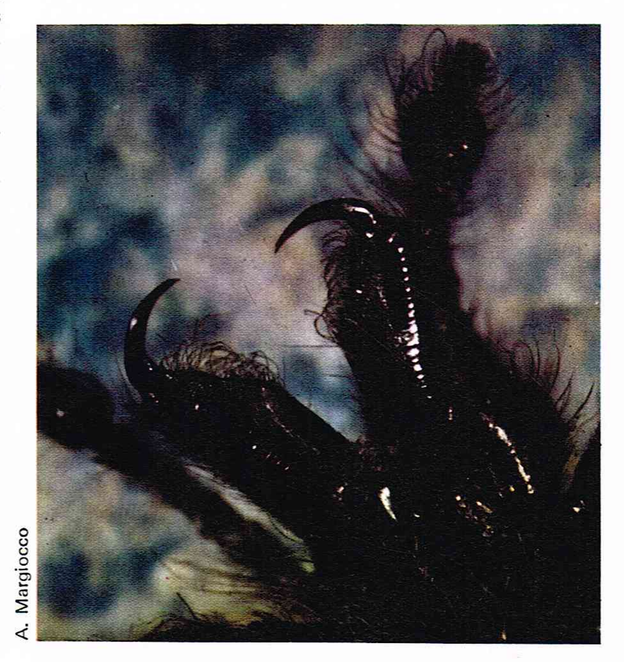
La classe des Arachnides, tout en présentant une incontestable unité, comprend des organismes d'aspects fort divers, tels que les Araignées, les Scorpions ou les tiques, sans parler de bien d'autres formes moins familières. Très variables par l'apparence, les Arachnides ne le sont pas moins par la taille, qui ne dépasse pas 0,1 mm chez certains Acariens, alors qu'elle atteint 20 cm chez les Scorpions africains du genre *Pandinus*. Si la grande majorité des quelques cinquante mille espèces d'Arachnides actuellement connues mène une vie libre sur la terre ferme, dans les milieux les plus variés, il existe des exceptions : certaines lignées de l'ordre des Acariens se sont adaptées au milieu aquatique soit en eau douce, soit en mer, et d'autres sont parasites.

Les plus anciens Arachnides trouvés à l'état fossile sont des Scorpions qui datent du Silurien, c'est-à-dire de cinq cents millions d'années environ. Des Acariens et des Araignées ont été trouvés dans des couches datant du Dévonien alors que, au Carbonifère, la plupart des ordres actuels étaient représentés. Pendant longtemps, les Arachnides ont été identifiés aux Insectes et Linné lui-même considérait encore qu'il s'agissait d'une seule et même classe. C'est Lamarck qui, en 1802, a distingué les Insectes vrais des Insectes sans ailes et sans métamorphoses, et proposé pour ces derniers le nom d'Arachnides; quant aux Myriapodes et aux Pycnogonides, alors rangés dans cette classe, ils allaient en être séparés par la suite.

Organisation générale

Les Arachnides ont un corps divisé en deux régions, le *prosome*, ou céphalothorax, et l'*opisthosome*, ou abdomen; ils sont dépourvus d'antennes et caractérisés par la présence d'yeux simples et de six paires d'appendices sur le prosome, la première étant désignée sous le nom de chélicères. Terminées par une pince ou par une griffe, les chélicères sont avant tout préhensiles, mais peuvent avoir d'autres fonctions, par exemple, chez le mâle, celle de transférer la masse spermatique dans la chambre génitale de la femelle. Les appendices de la deuxième paire sont les pédipalpes, ou pattes-mâchoires, dont l'article de base (la hanche, ou *coxa*) peut être fortement développé et servir à la mastication. Leur aspect varie beaucoup suivant les groupes; dans certains cas, ils sont grêles et se terminent par un ongle, dans d'autres, chez les Scorpions notamment, ce sont des pinces puissantes à fonctions préhensile, tactile et sexuelle. Les quatre paires suivantes ont une fonction ambulatoire, mais l'une ou plusieurs d'entre elles peuvent être transformées en organes tactiles, ou jouer un rôle dans la reproduction ou dans le filage de la soie.

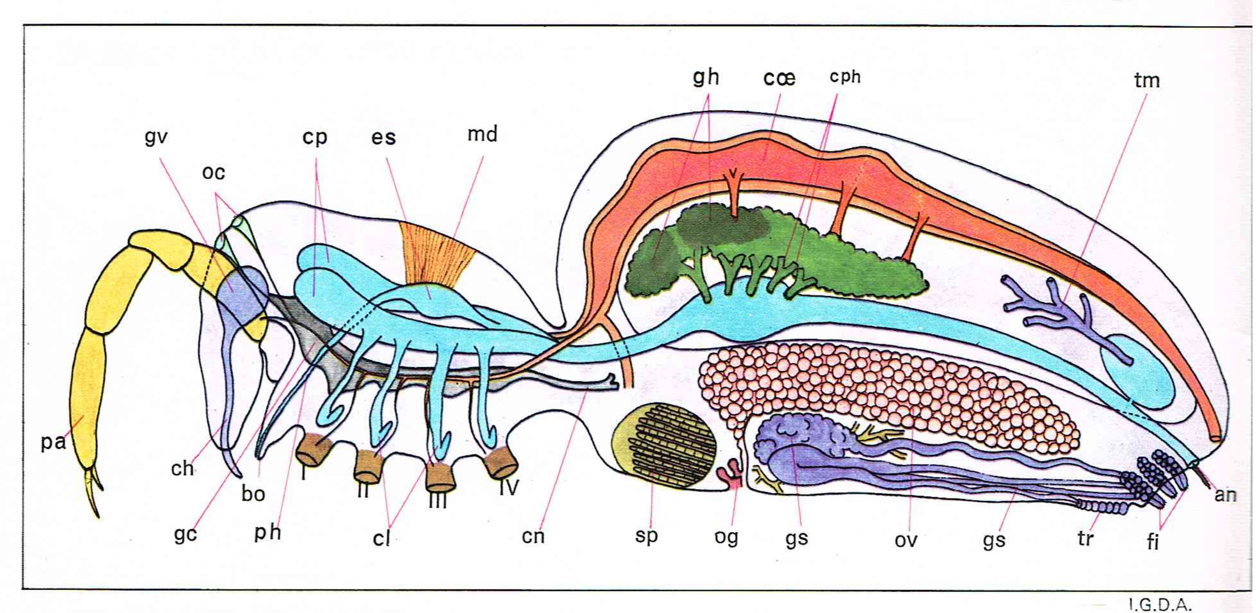
▲ ***Ce Scorpion* (Euscorpius italicus) *appartient au plus ancien groupe connu que comptent les Arachnides.***



A. Margiocco

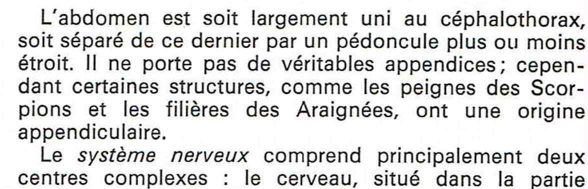
◀ ***Les Arachnides sont dépourvus d'antennes et se caractérisent par la présence de six paires d'appendices dont la première, terminée soit par une pince, soit par une griffe, porte le nom de chélicères. Ici, chélicères d'Araignée.***

▼ *La majorité des Araignées, comme cette lycose (à gauche), possède huit yeux placés en deux ou trois lignes parallèles, mais on observe d'assez nombreuses exceptions quant au nombre et à la disposition. Représentation schématique en coupe longitudinale d'un poumon d'Araignée (à droite) : st, stigmate; la, lamelles.*



I.G.D.A.

A. Margiocco



L'abdomen est soit largement uni au céphalothorax, soit séparé de ce dernier par un pédoncule plus ou moins étroit. Il ne porte pas de véritables appendices; cependant certaines structures, comme les peignes des Scorpions et les filières des Araignées, ont une origine appendiculaire.

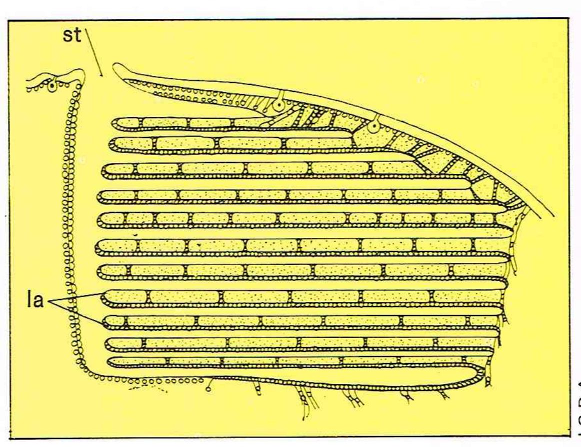
Le *système nerveux* comprend principalement deux centres complexes : le cerveau, situé dans la partie antérieure du céphalothorax, au-dessus de l'œsophage, et la masse sous-œsophagienne, formée par la concentration des ganglions pairs de la chaîne ventrale observés chez la plupart des autres Arthropodes.

Organes des sens. Les yeux sont simples et en nombre variable, mais l'acuité visuelle est bien inférieure à celle des Vertébrés. En revanche, le sens tactile, servi par des soies sensorielles et par d'autres organes spécialisés, est très développé, comme nous le verrons plus loin, à propos de certains ordres remarquables à cet égard.

Appareil digestif. La bouche donne accès à l'estomac par l'intermédiaire d'un œsophage étroit. Le plus souvent la nourriture est broyée, triturée et en partie digérée entre les hanches des pédipalpes, grâce à la régurgitation de salive et de sucs intestinaux, puis aspirée. La digestion se poursuit dans l'intestin, et les substances excrémentielles sont acheminées, à travers un tube rectal, vers un anus terminal.

Appareil excréteur. L'excrétion est réalisée par des glandes coxales ou par des tubes de Malpighi. Le système glandulaire peut aussi comprendre des glandes séricigènes, comme chez les Araignées et les Pseudoscorpions, et aussi des glandes à venin comme dans les deux groupes précédents et chez les Scorpions.

L'*appareil circulatoire* est constitué par un cœur tubulaire dorsal et par des artères qui s'ouvrent dans des sinus. Les organes de la respiration sont des trachées ou des poumons, dans lesquels le sang s'oxygène avant d'être ramené vers le cœur par un réseau veineux.



I.G.D.A.

Appareil reproducteur. Les sexes sont toujours séparés et il existe souvent un véritable dimorphisme qui permet de distinguer les mâles des femelles. La fécondation est rarement directe. Elle s'effectue plutôt suivant deux autres modes. Chez les Scorpions et les Pseudoscorpions le mâle construit un appareil temporaire, le *spermatophore,* alors que chez les Araignées il transporte directement le sperme dans la chambre génitale de la femelle à l'aide des chélicères ou d'un organe différencié situé sur les palpes.

SYSTÉMATIQUE

La classe des Arachnides comprend seize ordres, dont onze possèdent des représentants vivant actuellement, à savoir : les Scorpions, les Solifuges, ou Solpugides, les Pseudoscorpions, ou Chernètes, les Ricinules, ou Podogones, les Palpigrades, les Uropyges, ou Télyphonides, les Schizomides, ou Tartarides, les Amblypyges, ou Phrynes, les Aranéides, ou Araignées, les Opilions, ou Phalangides, et les Acariens.

Ordre des Scorpions

Les Scorpions sont caractérisés par la division de l'abdomen en deux régions distinctes : un *préabdomen* large, composé de sept segments, et un *postabdomen* étroit, la queue, mobile seulement dans le plan vertical et formée de six segments, dont le dernier est une vésicule à venin.

Sur le prosome s'articulent les chélicères, les pédipalpes et quatre paires de pattes ambulatoires. Les pédipalpes sont particulièrement robustes; la pince qui les termine comprend deux articles : l'un, fortement renflé, se prolonge en avant par un doigt fixe, alors que l'autre, plus étroit, constitue le doigt mobile. Les quatre pattes ambulatoires, dirigées latéralement, sont dotées d'ongles plus ou moins robustes.

L'orifice génital est situé du côté ventral, sur le premier segment de l'abdomen. Sur le second segment, juste en arrière des dernières pattes, on observe les deux *peignes,* organes dont il sera question plus loin. Sur les segments suivants s'ouvrent les quatre paires de poumons. Quant à l'anus, il est situé sur le bord postérieur du cinquième segment du postabdomen.

Les peignes sont les appendices les plus caractéristiques des Scorpions : ils consistent en une pièce transverse sur l'un des côtés de laquelle s'insèrent des lamelles en nombre variable et généralement imbriquées.



- Ordre des Scorpions
- Ordre des Solifuges
- Ordre des Pseudoscorpions
- Ordre des Ricinules
- Ordre des Palpigrades
- Ordre des Uropyges
- Ordre des Schizomides
- Ordre des Amblypyges
- Ordre des Araignées
- Ordre des Opilions
- Ordre des Acariens

Le système nerveux diffère de celui de la plupart des autres Arachnides par la présence de sept ganglions, qui forment une chaîne abdominale distincte.

Les organes tactiles sont bien développés : les *trichobothries* (poils auditifs) disposées sur différentes régions du corps, suivant un arrangement caractéristique de la famille et parfois de l'espèce, perçoivent les vibrations de l'air. Les peignes richement innervés sont sans doute aussi des organes tactiles, mais on considère qu'ils ont en outre un rôle d'équilibration. Le nombre des yeux situés sur la carapace n'est pas uniforme : il y a toujours une seule paire médiane, mais le nombre des paires latérales varie de trois à cinq. La vision est médiocre et c'est surtout par leurs soies sensorielles que les Scorpions détectent leurs proies.

Beaucoup de Scorpions sont dotés d'*appareils stridulatoires*, qui se trouvent sur les hanches des pédipalpes, sur les chélicères ou sur les premiers segments de la queue.

L'appareil respiratoire est constitué par quatre paires de poumons. Quant aux systèmes circulatoire, digestif et excréteur, ils sont du type habituel chez les Arachnides.

◀ Page ci-contre, en haut, coupe schématique de l'organisation interne d'une Araignée : gv, glande à venin; oc, ocelle; cp, cæcum prosomien; es, estomac; md, muscle dilatateur de l'estomac; gh, glande hépatique; cœ, cœur; chp, canaux hépatiques; tm, tubes de Malpighi; pa, patte-mâchoire, ou pédipalpe; ch, chélicère; gc, ganglion cérébraux; bo, bouche; ph, pharynx; cl, cæcums latéraux; cn, chaîne nerveuse; sp, sac pulmonaire; og, orifice génital; gs, glandes séricigènes; ov, ovaires; tr, trachée; fi, filières; an, anus.



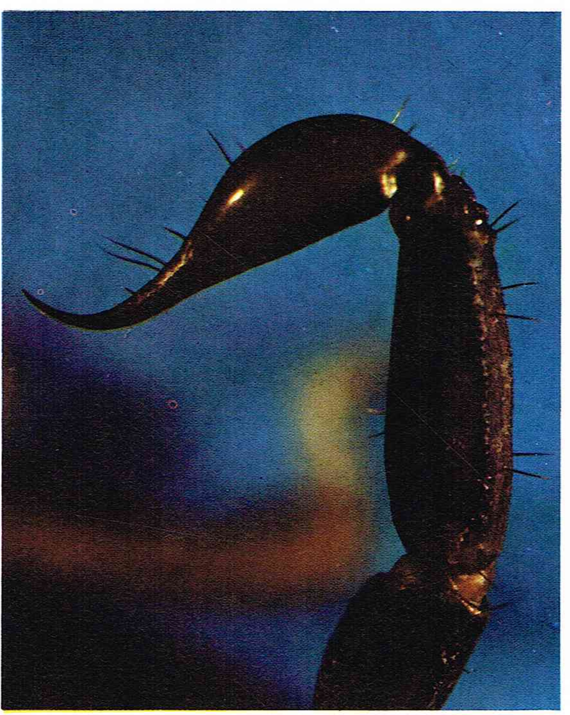
A. Allegri



A. Margioccc

◀ A gauche, sur cet exemplaire de Scorpion européen, on notera les pédipalpes très robustes et la pince qui les termine, prolongée en avant par un doigt fixe et par un autre plus étroit et mobile. A droite, détail des peignes, organes caractéristiques des Scorpions. Ils sont situés sur le second segment de l'abdomen, juste en arrière des dernières pattes.

▶ *A gauche, l'appareil venimeux des Scorpions est situé dans la partie terminale de la queue près de la pointe de l'aiguillon. A droite, « danse nuptiale » d'un couple d'*Euscorpius germanus. *Les Scorpions sont en général ovovivipares, et les jeunes auxquels la femelle donne naissance restent accrochés sur son dos et ne l'abandonnent qu'après la première mue.*



A. Margiocco



A. Margiocco

Les Scorpions vivent dans les régions arides et chaudes et sont particulièrement bien représentés dans les contrées désertiques. De mœurs nocturnes, ils se tiennent pendant le jour sous les pierres, dans des anfractuosités ou dans des cavités profondes creusées dans le sable. Ils évitent ainsi la chaleur du soleil et les risques de déshydratation.

Ils se nourrissent exclusivement d'Animaux vivants qu'ils attendent, à l'affût, ou qu'ils rencontrent sur leur chemin. Avertis de la présence de la proie par leurs soies tactiles, ils rabattent vivement leur queue vers l'avant, par-dessus le corps, et piquent la victime de leur aiguillon venimeux. Ils la dilacèrent ensuite avec les chélicères et en sucent les parties comestibles.

Les Scorpions ont une mauvaise réputation : ils possèdent en effet un appareil venimeux, situé dans la partie terminale de la queue et composé d'une glande double qui s'ouvre des deux côtés, près de la pointe de l'aiguillon. Le venin agit comme le curare, avec une efficacité très variable suivant les espèces. Celles que l'on rencontre en Europe sont peu dangereuses pour l'homme. Par contre, la piqûre de nombreuses formes tropicales peut causer des troubles graves, et même, lorsqu'il s'agit de personnes affaiblies ou d'enfants, la mort. Sur les proies habituelles et particulièrement les Insectes, l'effet est presque toujours mortel ou tout au moins paralysant. On préconise comme premier remède contre les piqûres de Scorpions l'application de compresses d'hypochlorite de calcium à 1/60 ou de permanganate de potasse à 1 %. Dans les régions où les piqûres de Scorpions représentent un danger sérieux, en Afrique et en Amérique du Sud par exemple, on utilise des sérums antivenimeux.

La légende selon laquelle le Scorpion, enfermé dans un cercle de feu, se donne la mort avec son propre aiguillon, est dénuée de tout fondement. La vérité est que l'Animal, sous l'effet de la chaleur et de la terreur, peut se contorsionner de façon désordonnée et heurter ainsi avec violence son céphalothorax avec la pointe de l'aiguillon.

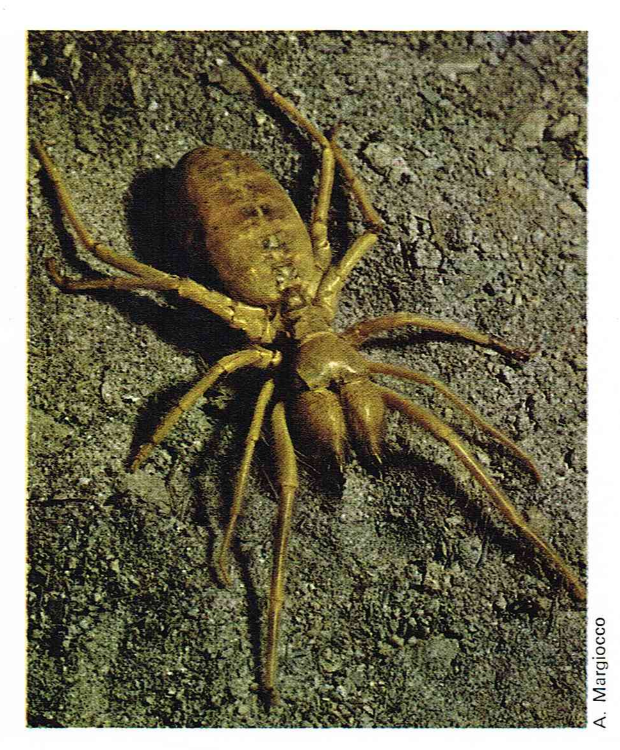
Le comportement sexuel des Scorpions est remarquable. A l'époque de la reproduction, le mâle saisit les pinces de la femelle à l'aide de ses propres pinces et l'entraîne dans une promenade ou dans une danse nuptiale dont les figures sont caractéristiques de l'espèce. A un moment donné, le mâle attire sa partenaire au-dessus d'un *spermatophore,* sorte de vase à long pied qu'il a construit et collé sur le sol, et dans lequel est déposé le sperme ; il la maintient dans cette position jusqu'à ce que le sperme se trouve injecté dans la chambre génitale de la femelle. Dans certains cas, la pariade se termine mal pour l'époux, qui est dévoré par sa compagne. Les Scorpions sont ovovivipares, c'est-à-dire que les jeunes auxquels la femelle donne naissance se sont développés à l'intérieur de l'œuf. Ces jeunes restent accrochés sur le dos de leur mère pendant quelques jours et ne l'abandonnent qu'après une première mue.

Les sept cents espèces de Scorpions actuellement connues se répartissent en dix-sept familles, dont certaines ne sont représentées que par des formes fossiles. La plus ancienne, qui vivait au Silurien, était dépourvue d'ongles et de poumons et on présume qu'elle était aquatique ; elle était, par ailleurs, fort semblable aux formes actuelles. Celles-ci se rencontrent entre 40° et 50° de latitude nord et 35° et 40° de latitude sud. Elles sont rares en altitude, encore qu'on en ait signalé jusqu'à 3 800 m, dans le Cashmire. Parmi les espèces à venin mortel, on peut citer *Androctonus australis* d'Afrique du Nord et *Centruroides noxius* du Mexique. Les géants du groupe sont les *Pandinus* africains qui atteignent la taille de 20 cm. A l'inverse, les *Microbuthus* du Sénégal et de Somalie ne mesurent pas plus de 1,5 cm. En France, dans les régions chaudes du Midi, on rencontre *Euscorpius carpathicus, Euscorpius flavicaudis* et *Buthus occitanus,* dont la piqûre peut être douloureuse mais ne présente pas plus de gravité que celle d'une guêpe. Dans les grottes des Pyrénées orientales vit une espèce aveugle, *Belisarius xambeni.*



A. Margiocco

▶ **Galeodes,** *de l'ordre des Solifuges, dont le corps est entièrement recouvert de poils, porte des chélicères en forme de pinces puissantes armées de fortes dents, et ornées sur la face interne de stries constituant un appareil stridulant.*



A. Margiocco

◀ *Les* **Galeodes** *mesurent de 4 à 5 cm et sont abondants en Afrique du Nord, en Asie Mineure, au Turkestan et dans le Caucase. Ils se caractérisent par des pédipalpes allongés se terminant par des sortes de ventouses qui facilitent leur déplacement sur les surfaces lisses.*

Ordre des Solifuges, ou Solpugides

Les Solifuges sont caractérisés par leurs énormes chélicères, leurs pédipalpes allongés, semblables aux pattes ambulatoires, et par la segmentation du prosome et de l'opisthosome qui est ovale. Leur taille varie de 10 à 60 mm environ ; leur corps est entièrement recouvert de poils.

Au bord antérieur du céphalothorax se trouvent deux yeux, chacun étant précédé d'une longue soie. Les chélicères forment des pinces ; la branche supérieure, fixe, et l'inférieure, mobile, sont armées de fortes dents, alors que des stries de la face interne constituent un appareil stridulant. Les pédipalpes ont des hanches dilatées adaptées à la trituration des aliments et se terminent par des sortes de ventouses grâce auxquelles l'Animal peut se déplacer sur des surfaces très lisses. Les pattes ambulatoires sont longues et grêles et ont aussi une fonction tactile. Sur les hanches de la dernière, de curieux organes, les *malléoles,* ou *raquettes,* ont probablement un rôle sensoriel.

L'abdomen est composé de dix ou onze segments ; sur le second s'ouvre l'orifice génital, pourvu de lèvres mobiles qui permettent son obturation. Il existe une paire de stigmates respiratoires à la base des troisièmes pattes thoraciques et deux ou trois paires sur l'abdomen.

Mâles et femelles se ressemblent beaucoup, mais les premiers sont cependant toujours reconnaissables par la présence, sur la face interne des chélicères, d'un flagelle dont la forme est constante dans une espèce donnée. Au moment de l'accouplement, le mâle saisit la femelle, qui paraît tomber dans un état d'hypnose, par le milieu du corps ; il dépose alors sur le sol une masse spermatique qu'il ramasse avec ses chélicères et qu'il introduit dans l'orifice génital de sa compagne. La femelle fécondée creuse un terrier qui peut atteindre 25 cm de long ; elle y dépose de cinquante à cent œufs, puis reste immobile à côté d'eux. L'éclosion a lieu quelques jours après. Les jeunes restent inertes pendant deux à trois semaines, puis subissent une mue et se dispersent alors avec agilité.

Les Solifuges habitent à peu près exclusivement les régions désertiques et les steppes tropicales et subtropicales de l'ancien et du nouveau continent. En Afrique du Nord, on les nomme les « scorpions du vent », car ils seraient les annonciateurs des bourrasques et des tempêtes. De mœurs nocturnes, ils se meuvent avec vélocité dès le crépuscule, pédipalpes, pattes de la première paire et abdomen relevés. Ils sont attirés par la lumière et pénètrent volontiers dans les habitations et sous les tentes. C'est à tort cependant qu'ils sont redoutés, car ils ne possèdent pas de glandes venimeuses. Ils chassent les Insectes et les petits Reptiles qu'ils dévorent vivants, tenant leur proie dans l'une des chélicères et la dilacérant de l'autre.

On connaît environ sept cents espèces de Solifuges, réparties en dix familles. Les *Galeodes,* souvent de couleur jaune, mesurent 4 à 5 cm et sont abondants en Afrique du Nord, en Asie Mineure, au Turkestan et dans le Caucase jusqu'à 1 900 m d'altitude. Les *Solpuga* comptent de nombreuses espèces africaines. Le petit *Gluvia dorsalis* ne dépasse guère 20 mm de long ; son corps jaune brunâtre est strié de noir ; il vit dans le sud de l'Espagne, où on le nomme l' « araignée du soleil », car, à l'inverse de la plupart des autres Solifuges, ses mœurs sont diurnes. Les espèces américaines, comme celles des genres *Eremobates* et *Ammotrechus,* sont relativement moins nombreuses, et de plus petite taille que celles qui vivent sur le continent africain.

Ordre des Pseudoscorpions, ou Chernètes

C'est surtout à cause de l'aspect de leurs pédipalpes, qui se terminent, comme chez les Scorpions, par de fortes pinces, que ces petits Arachnides ont reçu le nom sous lequel on les désigne habituellement. Cependant, la ressemblance est limitée à la région antérieure du corps puisque les Pseudoscorpions n'ont pas de postabdomen.

Le céphalothorax est recouvert d'une carapace indivise sur laquelle on trouve, près des angles antérieurs, une ou deux paires d'yeux régressés qui, parfois même, font complètement défaut chez bon nombre d'espèces.

L'abdomen, largement uni au céphalothorax, est formé de douze segments, chacun étant marqué sur la face dorsale par une pièce transversale chitinisée. Les deux articles des chélicères forment une pince dont la branche inférieure est mobile et porte une petite filière, la *galea,* à l'extrémité de laquelle s'ouvre l'orifice d'une glande séricigène. A la base du doigt fixe, un groupe de crins raides, ou *flagellum,* aurait un rôle nettoyeur. Les pattes-mâchoires sont très développées et renferment des glandes à venin qui débouchent à l'extrémité des doigts. Les quatre paires de pattes ambulatoires se terminent par deux ongles qui portent parfois une sorte de ventouse adhésive, l'*areolium.*

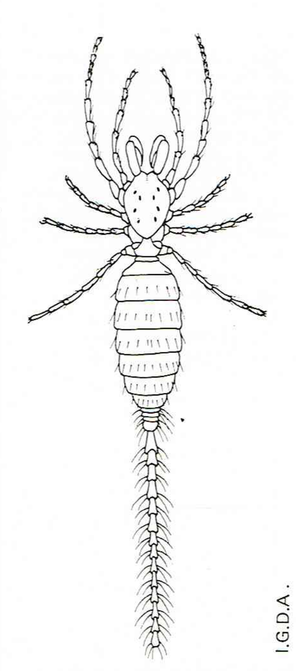
Les trachées respiratoires s'ouvrent sur le troisième et le quatrième segment abdominal, par deux paires de stigmates, alors que l'orifice génital est situé sur le second segment. Au voisinage de cet orifice, on observe, chez le mâle de certaines espèces, des organes érectiles dont la fonction n'est pas encore connue : ce sont les *organes en cornes de bélier.*

Les Pseudoscorpions vivent dans des milieux très variés. Beaucoup préfèrent les lieux obscurs et on les trouve sous les pierres, sous les écorces et les feuilles mortes, dans les Mousses. Certains recherchent les

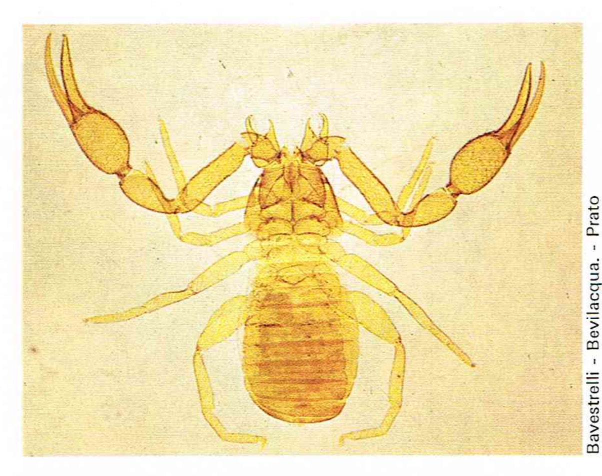


A. Margiocco

◀ **Neobisium doderoi,** *comme tous les Pseudoscorpions, se caractérise par un corps dépourvu de postabdomen. Le genre* **Neobisium** *compte plus de soixante-quinze espèces, dont certaines sont adaptées à la vie sur les rivages marins.*



I.G.D.A.



Bavestrelli - Bevilacqua. - Prato

▲ *A gauche, un Palpigrade du Bassin méditerranéen,* **Koenenia mirabilis** *(femelle), espèce découverte en Sicile par Grassi en 1885. On notera la présence d'un flagelle terminal multiarticulé. A droite,* **Chelifer** *appartient à l'un des genres les plus importants de l'ordre des Pseudoscorpions. Ceux-ci sont très largement distribués dans le monde.*

▼ *Deux Ricinules : A,* **Ricinoides feae***; B,* **Ricinoides sjostedti** *(mâle); cu, cucullus, dont le rôle est de protéger les chélicères; pe, pédipalpes.*

I.G.D.A.

milieux humides; d'autres, au contraire, ne fréquentent que des endroits très secs. Quelques-uns sont abondants dans les constructions humaines : granges, étables, maisons, alors que d'autres sont exclusivement cavernicoles. Carnivores, ils s'attaquent à des proies vivantes, en général de très petits Insectes, qu'ils détectent à l'aide de leurs nombreuses soies sensorielles. Pendant la mauvaise saison ou au moment de la mue, ils se réfugient dans de minuscules cavités qu'ils tapissent de soie.

La reproduction présente beaucoup d'analogies avec celle des Scorpions : le mâle entraîne aussi la femelle dans une sorte de danse nuptiale, au cours de laquelle il dépose un spermatophore sur le sol; il attire ensuite sa partenaire au-dessus du spermatophore et la maintient dans cette position jusqu'à ce que la masse spermatique ait pénétré dans la chambre génitale femelle. Le développement des œufs s'effectue dans une poche incubatrice. A l'éclosion, les jeunes sont encore dans un état peu avancé, mais ils sont dotés d'un organe de succion qui leur permet d'absorber des liquides nourriciers produits par la mère.

Les Pseudoscorpions sont très largement distribués dans le monde et beaucoup d'entre eux sont cosmopolites. Cette vaste diffusion est certainement facilitée par leur aptitude à se faire transporter par d'autres Animaux. Ce phénomène, connu sous le nom de *phorésie,* a été fréquemment observé, notamment chez les *Chelifer,* qui s'accrochent à la patte d'une mouche ou d'un autre Insecte.

On connaît actuellement environ quinze cents espèces de Pseudoscorpions, rassemblées en deux cents genres et vingt familles. L'un des genres les plus importants est celui des *Chelifer,* avec *Chelifer cancroides,* qui mesure 5 mm; il est commun dans nos maisons, dans les angles obscurs, les placards, les greniers, etc. Le *Cheiridium museorum,* minuscule puisqu'il ne dépasse pas 1 mm de long, est aveugle; il fréquente, comme son nom l'indique, les vieilles collections et les bibliothèques. Le genre *Neobisium* compte plus de soixante-quinze espèces dont certaines sont adaptées à la vie sur les rivages marins, dans la zone des marées. C'est sur les plages de Méditerranée qu'on rencontre le géant des Pseudoscorpions (6 à 7 mm), *Garypus beauvoisi.*

Ordre des Ricinules, ou Podogones

Ces Arachnides de petite taille (1 cm au plus) ont un corps court, plus ou moins aplati, et des téguments épais et durs. Le céphalothorax est recouvert d'une carapace non segmentée et prolongée en avant par une plaque mobile courbée vers le bas, le *cucullus,* qui protège les chélicères. L'abdomen, qui se rattache au céphalothorax par un pédicule court et large qui n'est visible qu'à la dissection, compte dix segments, dont quatre seulement sont discernables.

Le groupe présente d'autres particularités. Ainsi, l'article terminal des pattes-mâchoires, en forme d'ongle, se rabat contre le tibia qui est doté en avant d'un processus spiniforme; l'ensemble constitue ainsi une pince rudimentaire. La dernière paire de pattes ambulatoires, aux hanches libres, est beaucoup plus mobile que les trois paires précédentes, dont les hanches sont fusionnées. Chez le mâle, le métatarse et le tarse des troisièmes pattes sont modifiés et constituent un appareil copulateur.

Le système nerveux est condensé en une masse périœsophagienne. Il n'y a pas d'yeux, mais les soies spatuliformes qui ornent le corps ont sans doute un rôle sensoriel. Les trachées s'ouvrent par deux stigmates situés près du bord postérieur du céphalothorax. L'ouverture génitale localisée sur l'abdomen est, en général, cachée par les hanches de la dernière paire de pattes.

La biologie de ces Arachnides assez rares est pratiquement inconnue; on sait qu'ils vivent dans les lieux humides, sous les feuilles mortes ou dans des cavités souterraines. Les vingt espèces existantes appartiennent à deux genres rassemblés en une famille unique. Certaines espèces sont localisées dans les régions tropicales d'Afrique, les autres sur le continent américain, du Texas au bassin de l'Amazone.

Ordre des Palpigrades

Les Palpigrades sont, en dehors des Acariens, les plus petits Arachnides, avec une taille maximale de 2 mm. Le corps, de couleur blanchâtre, translucide, est allongé, segmenté, prolongé par un flagelle terminal multiarticulé.

Le céphalothorax est recouvert de trois pièces dorsales, dont l'antérieure est beaucoup plus développée que les suivantes. Il n'y a pas d'yeux, mais trois groupes d'organes situés sur le céphalothorax ont probablement un rôle sensoriel. Les chélicères, triarticulés, sont en forme de pinces. La paire d'appendices correspondant aux pattes-mâchoires des autres Arachnides ne mérite pas ce nom, puisque ces appendices sont semblables aux pattes des trois dernières paires et ne servent, comme celles-ci, qu'à la locomotion. En revanche, les pattes homologues des premières pattes ambulatoires sont plus allongées que les autres et recouvertes de poils sensoriels; relevés et dirigés vers l'avant quand l'Animal se déplace, ces appendices seraient des organes d'exploration.

L'abdomen comprend onze segments; sur le bord postérieur du second s'ouvrent les orifices génitaux; les trois derniers segments, petits et annulaires, forment un processus, le *pygidium,* sur lequel s'insère le long flagelle caudal, dont les quatorze ou quinze articles portent des verticilles de poils. Lorsque l'Animal se déplace, ce curieux appendice est en général dressé verticalement.

Les Palpigrades vivent dans les régions tropicales et tempérées et fréquentent les lieux humides, se réfugiant sous les pierres ou dans les grottes. Les trente-cinq espèces connues appartiennent à quatre genres qui constituent une famille unique. L'espèce la mieux connue

C. Descat - Parisot - Pitch

a été découverte en Sicile en 1885 ; elle n'est pas rare dans les contrées méditerranéennes, en France notamment, dans la région de Banyuls-sur-Mer.

Ordre des Uropyges, ou Télyphonides

Les Uropyges étaient naguère réunis aux Amblypyges dans l'ordre unique des Pédipalpes. Par la suite, les deux groupes ont été considérés comme des ordres distincts. Enfin, une famille d'Uropyges a été érigée en un troisième ordre, celui des Schizomides.

Les Uropyges ont une carapace allongée et indivise et un abdomen de douze segments, dont les trois derniers, petits et annulaires, forment un pygidium sur lequel s'insère un long flagelle multiarticulé. Les chélicères ont deux articles, dont le second se rabat sur le premier sans former une véritable pince. Les appendices les plus remarquables sont les pédipalpes, qui sont plutôt des pattes ravisseuses que des pattes-mâchoires puisqu'elles ne servent pas à la mastication des proies, mais à leur capture ; robustes, armées de dents et d'épines, elles se terminent par un ongle qui se rabat sur une saillie aiguë de l'article précédent pour former une sorte de pince. Les pattes de la paire suivante ne sont pas ambulatoires, comme celles des trois dernières paires, mais, très allongées, elles jouent un rôle tactile.

Les quatre paires d'yeux, situées sur la carapace, sont très simples et servent, sans doute, surtout à percevoir l'intensité lumineuse. Le système d'excrétion présente une particularité : il existe, outre des tubes de Malpighi et des glandes coxales, des glandes anales qui peuvent projeter à 30 cm de distance un liquide volatil à rôle défensif, dont l'odeur rappelle celle de l'acide formique ou de l'acide acétique, ce qui, dans certaines régions, a valu à ces Animaux le nom de « vinaigriers ».

Les Uropyges vivent dans les lieux obscurs, en forêt et dans les rochers, dans les contrées chaudes. On en connaît soixante-dix espèces, qui appartiennent à dix genres, groupés en une seule famille, celle des *Télyphonidés*. C'est dans l'Indo-Pacifique que les Uropyges sont les plus nombreux ; le genre *Telyphonus*, avec quinze espèces, est largement distribué de Ceylan aux Philippines. C'est cependant aux États-Unis et au Mexique qu'on trouve le géant du groupe, *Mastigoproctus giganteus*, qui atteint 65 mm de longueur. Les Uropyges ne paraissent pas être représentés en Australie.

Ordre des Schizomides, ou Tartarides

Les Schizomides ressemblent quelque peu aux Uropyges, parmi lesquels ils étaient auparavant rangés. Les principaux caractères qui les distinguent sont les suivants : la division de la carapace dorsale en trois parties, dont la seconde, formée de deux pièces très minces, est peu visible, les pattes-mâchoires qui sont plus robustes et ne se terminent pas en pinces, le flagelle abdominal, très court, qui compte, au maximum, quatre articles.

Les Schizomides fuient la lumière et se tiennent dans les débris végétaux et dans la terre. Leur taille ne dépasse guère 8 mm. Les espèces connues, peu nombreuses, vivent dans les régions tropicales d'Asie, d'Afrique et d'Amérique. L'une d'entre elles, *Schizomus crassicaudatus*, de Ceylan, a jadis été signalée dans les serres du Muséum, à Paris.

Ordre des Amblypyges, ou Phrynes

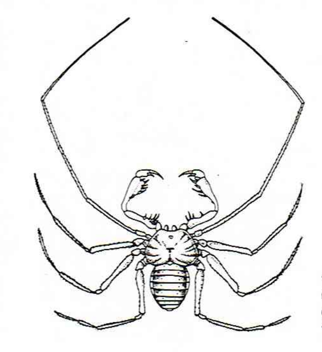
Les Amblypyges se distinguent essentiellement des deux groupes précédents par leur carapace céphalothoracique, indivise comme chez les Uropyges, mais plus large que longue. L'abdomen, nettement séparé du céphalothorax, comprend aussi douze segments mais est dépourvu de flagelle caudal. Les pattes-mâchoires sont longues, armées d'épines souvent très fortes, et terminées par un ongle. Les pattes de la première paire ressemblent à des antennes ; elles sont, en effet, extrêmement longues, et le tibia et le tarse peuvent compter soixante articles. Les autres pattes, à fonction ambulatoire, sont aussi très longues et chez certaines espèces présentent sur le tarse un *pulvillus* qui permet à l'Animal de se déplacer sur les surfaces lisses et verticales.

Les Amblypyges vivent dans les régions tropicales humides de l'Ancien et du Nouveau Monde. Ils se trouvent dans les endroits obscurs, sous les morceaux de bois, dans les crevasses des rochers ; certains sont strictement cavernicoles.

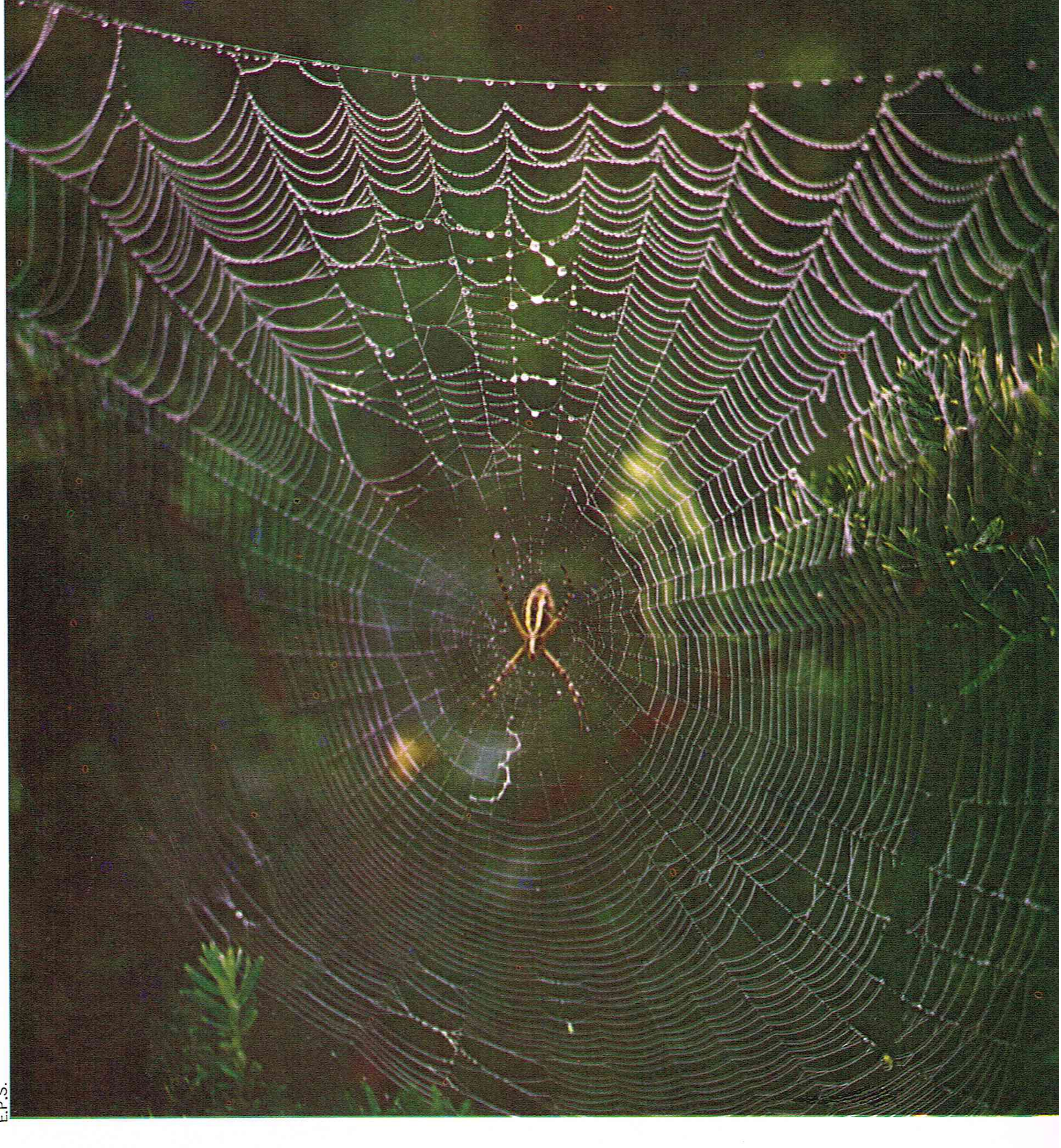
Les Amblypyges sont représentés par une famille unique, celle des *Tarantulidés*, dont on connaît actuellement environ soixante espèces. Parmi les vingt genres décrits, on peut citer les *Damon*, africains et américains, les *Tarantula*, également américains, dont le nom ne doit pas être confondu avec celui donné à une Araignée, et

▲ Les Amblypyges, dont un représentant figure ici, vivent dans les régions tropicales humides. Certains sont strictement cavernicoles ; leurs pattes-mâchoires, longues et armées de fortes épines, se terminent par un ongle.

▼ Représentation d'un Tarantulidé du genre* Tarantula *que l'on trouve presque exclusivement sur le continent américain.



*▶ Comme pour la grande majorité des Araignées, la toile d'*Argiope aurantia *est édifiée à la fois en demeure pour l'Animal et en piège pour ses proies.*



E.P.S.

les *Charon,* dont une espèce, habitant les grottes des Philippines, peut atteindre une envergure de 120 mm, alors que son corps ne dépasse pas 30 mm de long.

Ordre des Aranéides, ou Araignées

De tout temps, les Araignées ont suscité l'intérêt et la curiosité des hommes, sans doute à cause des merveilleuses toiles qu'elles construisent. C'est dans la mythologie grecque que l'on trouve le plus ancien témoignage de la fascination qu'elles exercent sur les hommes. Selon la légende, Arachné, la jeune Lydienne, défia Minerve dans l'art de la tapisserie et la surpassa. La déesse déchira l'œuvre d'Arachné, qui, de désespoir, se pendit et fut transformée en Araignée.

L'ordre des Araignées comprend des Animaux d'une grande homogénéité morphologique, dont les dimensions du corps varient de moins d'un millimètre pour les plus petites formes à une dizaine de centimètres pour les grandes mygales.

Elles se caractérisent par un céphalothorax recouvert d'un bouclier indivis et séparé de l'abdomen par un rétrécissement très marqué, par la présence d'un sternum bien développé, par un abdomen non segmenté et par l'existence à son extrémité d'organes spéciaux, les *filières*. Le crochet des chélicères se rabat sur l'article précédent, ou *tige,* comme la lame d'un canif; près de son extrémité s'ouvre l'orifice de la glande à venin. Les pattes-mâchoires sont en forme de palpe et portent, chez les mâles, un organe copulateur sur le dernier article; leurs hanches ont un rôle masticatoire. Les quatre paires de pattes ambulatoires se terminent par deux ongles munis de dents en peigne, par un troisième plus petit, denté ou non, et par des faisceaux de crins.

Sur la face ventrale de l'abdomen, dans sa région antérieure, s'ouvre l'orifice génital, flanqué d'une paire de stigmates respiratoires; plus ou moins en arrière, débouche une autre paire de stigmates ou un stigmate unique. Sur la même face, en avant de l'orifice anal terminal, se trouvent une à quatre paires de filières, considérées comme des appendices profondément modifiés. Chaque filière, de forme cylindro-conique, porte de minuscules tubes très fins, les *fusules,* où aboutissent les conduits des glandes séricigènes; leur nombre peut s'élever à plusieurs centaines par filière. Chez certaines familles, il y a, en plus, en avant des premières filières, une plaque transversale, le *cribellum,* perforée par les multiples orifices des *microfusules,* qui émettent une soie spéciale; cette soie est dévidée et cardée par un peigne, le *calamistrum,* constitué d'une ou deux séries de poils recourbés, situées sur le tarse des pattes de la quatrième paire.

Si les Araignées présentent un type structural uniforme, leur aspect est extrêmement diversifié. L'abdomen peut être très court ou plus ou moins allongé, globuleux ou déprimé, lisse ou orné d'épines ou de tubercules; la longueur des pattes et la pilosité des téguments sont variables. Quant à la coloration, elle est souvent sombre et uniforme, mais beaucoup d'espèces présentent des teintes vives et brillantes disposées suivant un dessin caractéristique.

Beaucoup d'Araignées sont dotées d'un appareil stridulant qui comprend une plaque chitineuse, striée ou ornée de petites tiges vibrantes, contre laquelle

viennent frotter des dents, des tubercules ou des épines. Les deux parties de cet appareil occupent des emplacements divers, sur des régions entre lesquelles il peut se produire des frottements : céphalothorax et abdomen, chélicères droit et gauche, chélicères et pattes-mâchoires. Le son produit est imperceptible à l'oreille humaine, sauf chez les grandes mygales.

Le système nerveux correspond au schéma typique décrit chez les Arachnides, avec un développement plus important du ganglion supraœsophagien chez les formes les plus actives, qui se livrent à la chasse.

Chez la majorité des Araignées, il y a huit yeux, placés en deux lignes parallèles sur la région antérieure du céphalothorax, mais on observe d'assez nombreuses exceptions, tant dans leur disposition que dans leur nombre, qui peut être réduit à six, quatre ou deux, quand ils ne sont pas totalement absents, comme chez certaines formes cavernicoles. Il existe d'autres organes sensoriels et, tout d'abord, les *trichobothries,* poils fins, dressés, insérés dans une cupule chitineuse, à fonction tactile et qui sont sans doute sensibles aussi aux vibrations sonores; cette sensibilité expliquerait l'attirance exercée par les sons musicaux sur les Araignées. L'*organe tarsal,* petite cupule richement innervée située sur le dernier article des pattes, et les *organes lyriformes,* qui se présentent comme des fentes minuscules éparses sur le corps, seraient des chimiorécepteurs, qui permettraient par exemple au mâle de reconnaître, au simple contact d'un fil tissé par une femelle, si celle-ci a atteint la maturité sexuelle. Enfin, un groupe de cellules du pharynx constitue un organe gustatif.

La respiration s'effectue par des poumons et des trachées tubulaires. La bouche s'ouvre au milieu d'un vestibule formé par les lobes masticateurs des hanches des pédipalpes, le *rostre* et le *labre.* Le pharynx, doté de plaques chitineuses striées ou denticulées, se prolonge par un étroit œsophage qui donne accès à un large estomac. A l'intestin moyen, dans lequel débouchent des diverticules glandulaires constituant un hépatopancréas, succède une poche cloacale. La digestion commence extérieurement avec la trituration, par les chélicères et les hanches des pattes-mâchoires, des aliments imprégnés des sécrétions des glandes salivaires et de l'hépatopancréas. Le bol alimentaire est ensuite aspiré par l'estomac et la digestion se poursuit dans l'intestin. L'excrétion est réalisée par des tubes de Malpighi et des néphrocytes.

Les glandes à venin s'ouvrent près de l'apex du crochet des chélicères; elles sont localisées dans l'article basal ou s'étendent plus ou moins largement dans le céphalothorax. Le venin, liquide incolore, de composition variable suivant les espèces, a une action neurotoxique ou nécrosante. Il est très efficace à l'égard des petits Arthropodes, proies habituelles des Araignées. Des petits Vertébrés (Lézards, Rongeurs, Oiseaux) peuvent aussi être rapidement tués, ou pour le moins paralysés. Cependant, la quasi-totalité des espèces européennes, peu dangereuses pour l'homme, inflige tout au plus des piqûres comparables à celles d'une guêpe; la seule exception est la malmignathe d'Europe, *Latrodectes tredecimguttatus,* remarquable par ses belles taches rouges, et présente, en France, dans toute la région méditerranéenne, en Vendée et en Bretagne. Quelques minutes après la morsure, de vives douleurs sont ressenties dans la région atteinte; des symptômes variables apparaissent ensuite : douleur s'étendant à tout le corps, élévation ou abaissement de température, respiration difficile, affaiblissement du pouls, sueur profuse, parfois vomissements, hallucinations et délire, toujours accompagnés d'une anxiété intense. Les troubles se reproduisent par intermittence pendant douze à vingt-quatre heures et le plus souvent la victime se rétablit. Dans d'autres régions du monde, certaines espèces sont considérées comme très dangereuses et peuvent parfois provoquer la mort. C'est le cas de *Latrodectes mactans,* Araignée américaine surnommée la « veuve noire », ainsi que de certaines grosses mygales.

L'appareil génital des Araignées est simple. Chez la femelle, deux ovaires se continuent en deux oviductes, qui s'unissent en un utérus aboutissant à l'orifice génital par l'intermédiaire d'un vagin. Chez le mâle, il y a deux testicules et deux canaux déférents qui fusionnent en un conduit unique; un organe copulateur, le *bulbe,* logé dans une excavation du tarse des pattes-mâchoires, sert au transport du sperme.

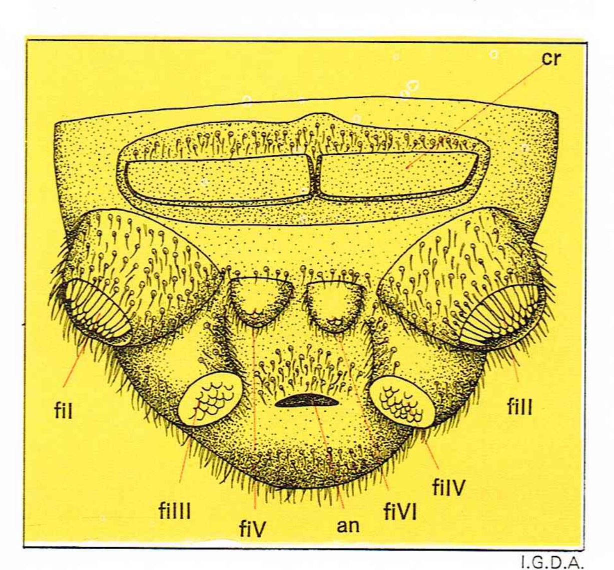
L'appareil séricigène est d'un intérêt tout particulier. La sécrétion de chaque glande parvient à une fusule par un très fin canal, et, au contact de l'air, se solidifie en un fil qui s'agglutine aux fils issus des autres fusules. A l'aide de ses ongles en forme de peigne et éventuellement du calamistrum, l'Araignée réunit la soie émise par les différentes filières en un fil unique de structure complexe et doté de qualités particulières, qui varient suivant l'usage auquel il est destiné.

En examinant attentivement une toile d'Araignée, on constate en effet que les fils sont de teintes diverses (blanc, jaune, rose), plus ou moins épais, et qu'ils peuvent être adhésifs ou non.

Quel que soit leur mode de vie, la très grande majorité des Araignées utilisent la soie pour construire leur demeure, pour capturer leurs proies, ou à d'autres fins.



▲ ***Détail de la filière et d'un faisceau de soies chez* Argiope bruennichi *(femelle). On notera que seules les Araignées femelles construisent des toiles.***



◀ ***Représentation schématique des filières d'une Araignée : fi I, fi II, fi III, fi IV, fi V, fi VI; ces filières, disposées par paires, peuvent être au nombre de huit; cr, cribellum; an, orifice anal.***



S. Lombardi

▲ *La très classique mais très belle toile-piège d'une épeire.*

Chaque Araignée travaille durant toute sa vie suivant un schéma immuable caractéristique de l'espèce, à tel point que l'on peut identifier celle-ci par le simple examen d'une toile ; cependant, les motifs des toiles sont si nombreux et si variés qu'il est impossible de les décrire tous ou de les classer de façon rigoureuse. Nous examinerons simplement ici quelques-uns des modes d'utilisation de la soie, parmi les plus fréquents. Le plus simple, c'est le « fil-véhicule » : l'Araignée descend d'un plafond ou d'une branche, suspendue au fil qu'elle émet ; à un moment donné elle s'arrête, puis remonte en enroulant autour de ses pattes le câble de son très simple ascenseur. Elle peut aussi fabriquer un fil qui, au moindre souffle de vent, est entraîné horizontalement et se fixe à l'obstacle qu'il rencontre. L'Araignée attache alors l'autre extrémité du fil là où elle se trouve et utilise le pont ainsi établi.



S. Lombardi

▶ *Chez beaucoup d'Araignées, la soie est utilisée pour l'édification de toiles en forme de disques ou de nids dans lesquels l'Animal s'abrite et reste à l'affût.*

Plus étonnante est la façon dont la soie est utilisée pour effectuer des vols aérostatiques. Quand les jeunes Araignées veulent quitter leur lieu de naissance, elles se placent sur un endroit élevé et émettent un fil extrêmement ténu que les courants ascendants entraînent vers le ciel. Lorsque la force portante de cet aréostat rudimentaire est suffisante, les Araignées se laissent emporter et peuvent ainsi atteindre des altitudes élevées et franchir de très longues distances avant que le refroidissement de l'air ne les ramène sur la terre, où elles abandonnent aussitôt leurs fils, devenus inutiles. Ceux-ci restent accrochés aux branches des arbres : ce sont les « fils de la Vierge ».

Les toiles-pièges, ou toiles de captures, peuvent être irrégulières ou régulières. Les premières consistent en fils tendus dans toutes les directions, sans ordre apparent. Ce sont parfois des nappes de soie mince, de forme vaguement triangulaire, à texture serrée, à fils tissés sans disposition régulière ; l'un des sommets se prolonge par un tube cylindrique par lequel s'enfuit l'Araignée quand elle est menacée. C'est ce type de toile que construisent les tégénaires dans l'angle des maisons. La plus connue des toiles régulières ou géométriques est celle des épeires. Elle se compose d'un cadre, de rayons, d'une spirale, et d'un espace central. Ainsi, à la campagne, chacun peut assister à l'édification d'une telle toile, surtout à la fin de l'été ou en automne. L'Araignée femelle (les mâles ne construisent pas de toile) établit tout d'abord un « fil-pont » horizontal, suivant le procédé noté plus haut, et le traverse plusieurs fois en le renforçant à chaque passage. D'un point donné de ce fil-pont, situé près de l'une des extrémités, elle descend en sécrétant un autre fil qu'elle fixe au sol et renforce à son tour. Elle remonte ensuite sur le fil principal et en tend un troisième entre les deux premiers, formant ainsi un grand triangle dont l'une des pointes est dirigée vers le sol. Le cadre terminé, l'Araignée place les rayons, dont le nombre est assez constant dans une espèce donnée, puis, partant du centre, file une courte spirale. D'un point quelque peu excentrique, elle fabrique une spirale provisoire à tours fortement espacés. Cependant, tout ce qui a été tissé jusqu'à présent n'est que l'armature du piège et ne comporte pas de fils adhésifs. C'est alors que l'épeire entreprend, partant de la périphérie vers le centre, de construire une spirale adhésive beaucoup plus serrée. La spirale provisoire est détruite et le centre aménagé par le tissage d'un réseau irrégulier, non adhésif, sur lequel l'Animal s'installe. Certaines espèces d'épeires ne se tiennent pas au centre mais en haut de la toile, cachées dans les feuillages ou les rochers ; elles sont reliées au centre par un fil qui les avertit de la capture d'une proie. On a calculé qu'en l'espace d'un mois une seule grande épeire devait produire de 1 à 3 km de soie pour construire, réparer et rénover sa toile.

Suivant les genres et les espèces, les toiles-pièges s'écartent plus ou moins de ce type. Dans certains cas, elles ne sont pas verticales mais très obliques et parfois même presque horizontales. Chez les néphiles, le centre de construction est situé plus près du bord de la toile que de son centre géométrique. Chez les *Zilla,* deux secteurs sont vides de spirale. La toile peut aussi être ornée ; ainsi, les argiopes y tissent, suivant un diamètre vertical, un large ruban de soie en zigzag.

Beaucoup d'Araignées utilisent leur soie pour bâtir une demeure dans laquelle elles s'abritent pour guetter leurs proies.

Les Salticides, bien qu'elles soient vagabondes, se retirent temporairement dans une petite anfractuosité de rocher au-dessus de laquelle elles tissent un disque de soie serré. Les *Chiracanthium,* communs parmi les Graminées, fabriquent une toile en forme de bourse où se tiennent d'abord le mâle et la femelle, puis celle-ci avec ses petits. L'une des demeures les plus remarquables est celle de l'Araignée d'eau, *Argyroneta aquatica,* seule espèce réellement aquatique ; l'Araignée construit sous l'eau, parmi les herbes des étangs, une cloche de soie qu'elle remplit d'air petit à petit, en effectuant des allées et venues entre cette cloche et la surface, et en ramenant à chaque fois quelques bulles entre ses poils hydrofuges. Le mâle et la femelle fabriquent des cloches

distinctes, dont l'une sert de lieu d'accouplement, d'éclosion et d'élevage des jeunes.

L'habitation peut aussi être souterraine. Les grandes mygales sud-américaines creusent un court terrier cylindrique dont les parois sont cimentées de terre mêlée de salive, et le tapissent d'une fine toile blanche; elles s'y tiennent à l'affût, laissant émerger seulement leurs pattes antérieures. D'autres mygales ont un terrier plus profond muni d'un opercule de soie, sorte de clapet qu'elles ouvrent ou ferment à volonté. La plupart des lycoses, dont bon nombre d'espèces vivent en France, construisent des abris souterrains operculés. C'est le cas de *Lycosa narbonensis,* commune dans le Midi de la France, et dont la taille atteint 30 mm; son terrier cylindrique, profond de 20 cm, est obturé par une clôture faite de brindilles, de terre et de soie, qui se confond avec le terrain environnant et dissimule ainsi l'entrée.

La soie est utilisée de multiples façons par l'Araignée pour assurer le confort et la solidité de sa demeure, mais cette matière assure aussi la protection des œufs et des jeunes Animaux. Très peu nombreuses sont les espèces dont la femelle dépose sa ponte sur le sol. En règle générale, les œufs sont enfermés dans une bourse de soie très fine, ou cocon, dont la forme, constante chez une espèce, peut être une sphère, un hémisphère, un disque, un fuseau, ou un cylindre; sa couleur est le plus souvent blanche, mais parfois aussi rose, jaune d'or, ou verdâtre.

A la sortie du cocon, les jeunes restent souvent groupés pendant un certain temps et, chez les lycoses, passent plusieurs semaines accrochés sur le dos de leur mère avant de se disperser. Les adultes sont solitaires; cependant, il existe aussi des Araignées sociales, comme les *Uloborus republicanus* du Venezuela, qui construisent une immense toile collective sur laquelle vivent en commun plusieurs centaines d'individus.

La *reproduction* est l'un des chapitres les plus intéressants de la biologie des Araignées. Le dimorphisme sexuel n'est pas toujours très apparent. Il se manifeste quelquefois par la coloration, et plus fréquemment par la taille, l'exemple extrême étant fourni par *Nephila maculata,* dont la femelle est de mille à quinze cents fois plus grosse que le mâle. Dans tous les cas ce dernier est reconnaissable par l'appareil copulateur présent sur les pattes-mâchoires. Le premier soin du mâle qui devient adulte est de faire passer le liquide spermatique dans ses organes copulateurs, les bulbes. Sans doute guidé par l'odorat, il se met à la recherche d'une femelle.

Le comportement nuptial varie alors suivant les familles. Chez les épeires et chez beaucoup d'espèces qui construisent des toiles, le mâle s'approche de celle d'une femelle adulte et s'arrête prudemment, restant immobile pendant un certain temps. Il tiraille ensuite l'un des fils de la toile pour signaler sa présence, mais, en général, la femelle se précipite immédiatement vers lui dans l'intention évidente de le dévorer, ce qui entraîne sa fuite précipitée. Il demeure dans les environs avant de renouveler, souvent à plusieurs reprises, ses tentatives d'approche. Lorsque la femelle ne manifeste plus d'agressivité, le mâle accomplit l'acte sexuel, et s'enfuit aussitôt, sous peine d'être victime de la férocité de sa partenaire.

Les spermatozoïdes introduits dans le réceptacle séminal de la femelle gardent longtemps leur vitalité. En effet, chez beaucoup d'espèces, la ponte n'a lieu que plusieurs mois après l'accouplement. Les œufs, souvent assez gros, sont, nous l'avons vu, presque toujours déposés dans un cocon. Beaucoup d'espèces abandonnent le cocon sous un abri naturel, mais dans de nombreux cas la mère manifeste une plus grande sollicitude : chez les *Xysticus,* elle reste sur son cocon, l'étreignant entre ses pattes, et meurt souvent dans cette position. Dans d'autres groupes, la mère transporte le cocon avec elle, tantôt entre les chélicères, comme chez *Pisaura mirabilis,* tantôt fixé sous l'abdomen, comme chez les *Sparassidae,* tantôt encore attaché aux filières, comme chez les lycoses.

Le *cycle vital* des Araignées peut être résumé de la façon suivante : les jeunes éclosent à l'intérieur du cocon, et y restent jusqu'à une première mue; peu de temps après, ils sortent et se dispersent, sauf chez les espèces où ils s'attardent encore sur leur mère ou dans son voisinage. Ils subissent entre six et dix mues avant d'atteindre la maturité. Beaucoup d'Araignées ne vivent qu'un an, le mâle mourant après l'accouplement et la femelle à la suite de la ponte ou après l'éclosion des jeunes. Certaines espèces ont une longévité plus grande; des mygales ont vécu sept ou huit ans en captivité, et on suppose qu'elles peuvent vivre quinze ans au moins.

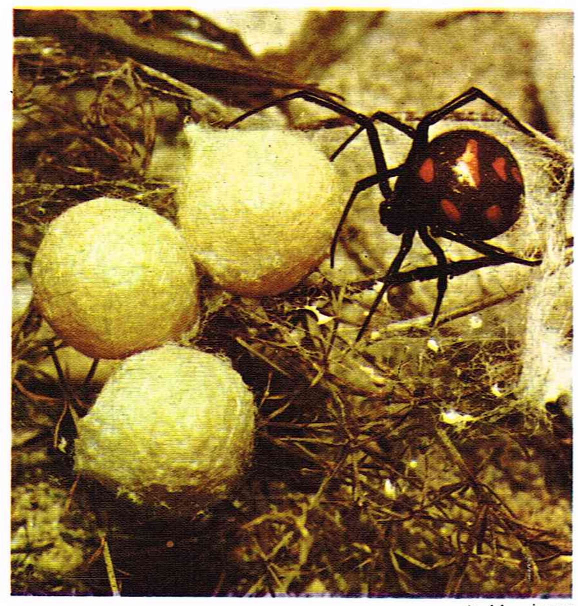
Capture des proies. Les Araignées sont des Animaux voraces et féroces, qui n'hésitent pas à attaquer et à dévorer toute proie qui se présente, y compris, parfois, leur semblable, et même leur conjoint.

Les Araignées se nourrissent exclusivement de proies vivantes et surtout de petits Arthropodes, parmi lesquels les Insectes viennent au premier rang. Les grandes



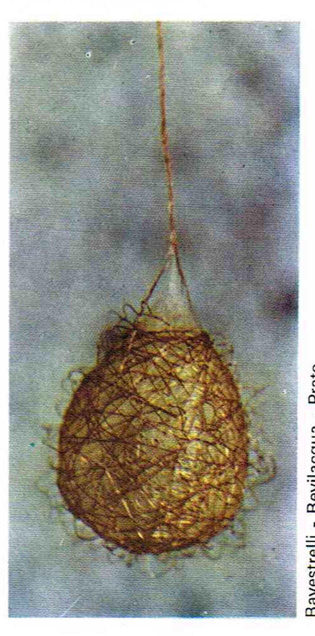
A. Margiocco

▲ **Argiope bruennichi** ***(femelle) sur son nid.***



A. Margiocco

◀ ***Une malmignathe,*** **Latrodectes tredecimguttatus,** ***veillant sur les trois cocons qui protègent ses œufs.***



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▼ ***Type de nid suspendu, à forme globuleuse.***



S. Lombardi

▲ *Groupe de jeunes Araignées protégées par la trame de soie qui retient leur nid à une feuille.*

mygales et les lycoses des régions tropicales s'attaquent aussi à des Vertébrés : Oiseaux, Lézards, et Mammifères de petite taille.

Les modes de capture des proies sont très variés. Chez les Araignées qui tissent des toiles géométriques, dès que la constructrice a perçu les vibrations indiquant qu'un Animal a été pris au piège, elle se précipite au centre de la toile, puis vers la victime qu'elle entoure d'une masse de soie; elle l'emporte ensuite, entre ses chélicères, jusqu'à l'endroit où elle prend ses repas. Si, entre-temps, une seconde capture a lieu, l'Araignée s'interrompt pour emmailloter de soie la seconde victime, puis revient à la première.

Les espèces qui tissent des toiles irrégulières saisissent leur proie, la piquent, puis, quand sa résistance a cessé, l'entraînent dans leur retraite. De même, celles qui vivent dans des terriers se tiennent à l'affût à l'entrée, souvent cachées par un opercule.

Les Araignées errantes, comme les Salticides, chassent à l'aventure et se jettent sur les proies qui passent à leur portée.

Répartition. Les Araignées sont présentes partout sur la terre, sauf, peut-être, au voisinage des pôles. On les rencontre aussi bien dans les plaines que dans les montagnes; si elles se raréfient au-delà de 2 000 m, certaines dépassent ce niveau puisqu'une espèce a été trouvée sur le mont Éverest, à 7 600 m d'altitude.

Les facteurs déterminants de leur répartition sont la température et l'hygrométrie; ainsi, l'aire peuplée par une espèce est souvent continue, entre des lignes isothermes déterminées. Cependant, il y a relativement peu d'espèces cosmopolites, une vingtaine au total. Si on considère qu'il s'agit surtout d'organismes qui vivent au voisinage des habitations humaines, on peut supposer que leur grande dispersion résulte de transports par des bateaux. Cependant, il ne faut pas, lorsqu'on tente d'expliquer le peuplement de vastes étendues, négliger les possibilités qu'offre le vol aérostatique des jeunes individus.

Les Araignées, dont les téguments sont faiblement chitinisés, se prêtent mal à la fossilisation. Cependant, on en trouve des fragments reconnaissables datant au Dévonien. Au Carbonifère, plusieurs familles actuelles étaient déjà représentées. Si les documents paléontologiques manquent pour le Secondaire, on connaît du Tertiaire de nombreux genres et espèces fort proches des formes actuelles, en particulier des centaines de spécimens provenant de l'ambre de la Baltique et dans un état de conservation comparable à celui d'Animaux actuels inclus dans une matière plastique.

On évalue à plus de quarante mille le nombre d'espèces d'Araignées connues. Elles se répartissent en trois mille genres, eux-mêmes groupés en soixante et onze familles dont sept fossiles. On divise, d'après la disposition des chélicères, l'ensemble des Araignées en deux groupes : les *Orthognathes,* chez lesquels ces appendices sont dirigés suivant l'axe du corps, et les *Labidognathes,* chez lesquels ils sont orientés perpendiculairement à cet axe. Au premier groupe correspondent le sous-ordre des *Liphistiomorphes* à abdomen segmenté, qui ne compte que deux familles actuelles, et celui des *Mygalomorphes*. Les *Labidognathes* englobent la grande majorité des formes vivantes et constituent le sous-ordre des *Aranéomorphes*. Nous passerons rapidement en revue quelques-uns des genres appartenant aux deux sous-ordres principaux, en signalant certaines formes, parmi les plus connues ou les plus remarquables.



I. Bucciarelli



A. Margiocco

▶ *Certaines espèces, comme* ce Thomisus *(à gauche), sont mimétiques et prennent, lorsqu'elles guettent les Insectes butineurs, la teinte de la fleur sur laquelle elles se tiennent. Une épeire (à droite), appelée communément « araignée de jardin », photographiée au moment de la capture d'un gros Insecte. On la reconnaît aux taches blanches en forme de croix sur son abdomen.*

Sous-ordre des Mygalomorphes

Les Araignées rangées dans ce groupe sont surtout représentées dans les régions chaudes du globe, mais certaines vivent dans nos régions. Ainsi, les *Atypus* sont connus jusqu'en Angleterre; dotées d'énormes chélicères, ces Araignées percent dans les sols sableux un terrier vertical dont la doublure de soie se prolonge à l'extérieur sous la forme d'un tube d'une dizaine de centimètres de haut.

Les *Cteniza* et les *Nemesia,* communs dans la région méditerranéenne, creusent des terriers qu'obturent de façon parfaite des opercules à bords taillés en biseau. D'autres Araignées de la même famille ne fabriquent pas d'opercule, mais utilisent leur abdomen, tronqué postérieurement et ayant l'aspect d'un disque rigide, pour clore leur domicile.

Les plus remarquables représentants du sous-ordre sont les mygales, Animaux exclusivement tropicaux. Elles constituent la famille des *Aviculariidae,* dont le genre le plus nombreux, *Avicularia,* est répandu en Amérique du Sud et aux Antilles. Ce sont des Araignées de grande taille, au corps et aux pattes velus, qui se tiennent le jour dans des cavités du sol ou dans les creux des arbres, et partent en chasse au crépuscule dans la campagne ou les forêts. Une autre mygale, *Theraphosa leblondi,* de Guyane et du Venezuela, est la plus grande des Araignées : son corps seul atteint 9 cm de longueur. Certaines mygales appartenant à d'autres genres vivent dans la plupart des régions chaudes du globe : Afrique, Asie, Océanie. La crainte qu'inspirent ces Animaux est due à leur taille et à leur aspect hirsute (on les désigne parfois sous le nom d'« Araignées-crabes ») mais leur venin, s'il est capable de tuer des petits Vertébrés, n'a le plus souvent qu'un effet localisé sur l'homme, et les morsures ne sont qu'exceptionnellement graves.

Sous-ordre des Aranéomorphes

C'est le groupe de loin le plus nombreux et celui dont les représentants sont souvent appelés « Araignées vraies ».

Filistata insidiatrix, commune dans le bassin méditerranéen, mesure de 11 à 14 mm; son céphalothorax blanc jaunâtre, bordé de brun, présente une ligne médiane sombre et son abdomen est gris. Le mâle mène une vie errante, alors que la femelle, aux pattes plus courtes et plus robustes, tapisse d'une toile irrégulière et bleuâtre son domicile (trou dans un talus, un rocher, une muraille ou un arbre). Tout autour de l'entrée sont tendus des fils de capture.

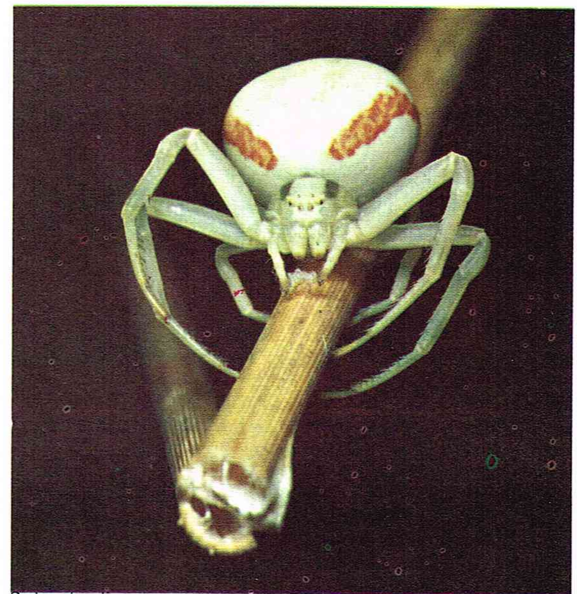
Les *Dictyna* sont des Araignées de petite taille, vivant surtout parmi les arbustes, les herbes, et les fruits en grappes. Cependant, il existe une espèce, *D. civica,* dont l'habitat est différent; on ne la trouve que sur les murs des monuments ou des maisons, où ses toiles poussiéreuses présentent l'aspect de taches grisâtres.

On peut considérer que *Pholcus* est le genre type d'une très importante famille d'Araignées sédentaires, au céphalothorax court, à l'abdomen globuleux et aux pattes extrêmement fines et longues. Plusieurs espèces vivent dans les maisons, où on peut les voir accrochées aux toiles irrégulières qu'elles fixent sur la charpente des greniers.

Les diverses espèces du genre *Latrodectes,* largement répandues dans les contrées subtropicales, sont connues pour leur agressivité et l'efficacité de leur venin. La « veuve noire », *Latrodectes mactans*, qui habite le Nouveau Monde, a déjà été citée à propos des accidents graves qu'elle provoque. La malmignathe, *L. tredecimguttatus,* reconnaissable aux treize taches rouges qui ornent le noir de son abdomen, vit dans nos régions méditerranéennes et atlantiques, où elle tisse une grande toile irrégulière parmi les rochers et les arbustes; sa morsure est en général douloureuse, mais non mortelle.

Les *Argiope* sont des Araignées au corps brillamment orné, souvent couvert de poils argentés; elles sont surtout répandues dans les régions tropicales et subtropicales. En France, on rencontre l'élégant *Argiope bruennichi* à abdomen jaune, transversalement rayé de lignes sinueuses noires.

Avec plus de mille espèces répandues sur la terre entière, le genre *Araneus* se place au tout premier rang,



S. Lombardi



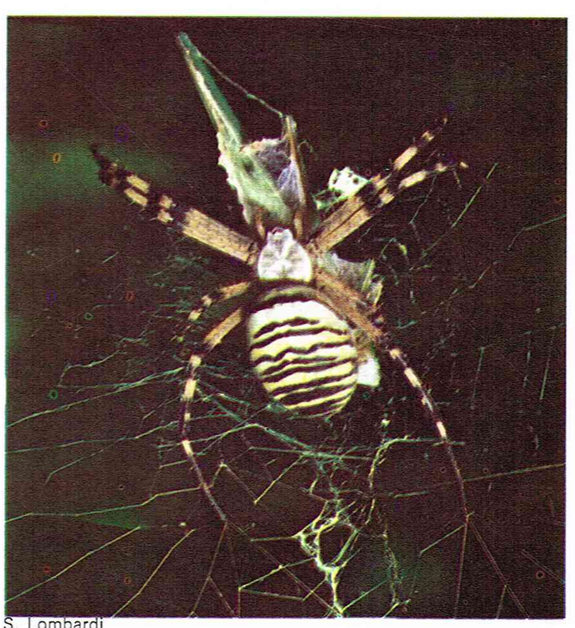
I. Bucciarelli

▲ **Micrommata roseum,** ***à gauche,*** ***et* Araneus diadematus,** ***à droite, comme la plupart des espèces d'Aranéides, présentent une coloration caractéristique de l'abdomen.***

▼ ***La mygale, à gauche, est une Araignée de grande taille, au corps et aux pattes velus; une argiope, au centre, au corps brillamment orné de poils argentés;*** **Araneus cucurbitinus,** ***à droite, commun en France en été, dont l'abdomen, d'un vert tendre, est ponctué de points noirs alignés.***



A. Margiocco



S. Lombardi



I. Bucciarelli



A. Margiocco

▲ *Araignée du genre* Lycosa *portant son cocon attaché aux filières.*
▼ *A gauche et au milieu, deux Salticides,* Salticus sanguinolentus *; leurs couleurs brillantes leur valent le surnom d'« araignée-arlequin »; à droite, une Araignée du genre* Thomisus. *Les Thomisides, en raison de leur démarche particulière, sont nommées « araignées-crabes ».*

non seulement parmi les « Araignées vraies », mais aussi parmi l'ensemble des Arachnides. La plus connue et la plus familière est sans doute l'épeire diadème, celle qui tisse ses grandes toiles géométriques dans les jardins; on la reconnaît au premier coup d'œil grâce aux taches blanches qui dessinent une croix sur son abdomen. La plupart des espèces d'*Araneus* sont précisément caractérisées par la coloration de l'abdomen. Ainsi, *A. cucurbitinus,* commun en France en été sur les arbres et les arbustes, est d'un vert tendre ponctué de points noirs alignés.

Agelena labyrinthica, espèce la plus commune en France du genre *Agelena,* construit à la base des herbes ou des arbustes une toile horizontale formant un entonnoir central terminé en un tube où l'Araignée trouve son gîte.

L'une des espèces du genre *Tegenaria* porte le nom approprié de *T. domestica*. C'est la grande Araignée cosmopolite de teinte sombre qui tisse une toile tubuleuse dans les angles des habitations. Le mâle, au corps velu, aux longues pattes, court çà et là dans les maisons, inspirant une crainte bien injustifiée car il est inoffensif.

Le genre *Lycosa* est celui des « Araignées-loups », ainsi nommées en raison de l'agressivité et de la vie vagabonde de beaucoup d'entre elles. Elles se distinguent par un caractère biologique : les femelles portent leur cocon attaché aux filières pendant toute la durée de l'incubation et les jeunes, une fois éclos, restent encore accrochés sur le dos de leur mère pendant un certain temps. Parmi les espèces qui creusent des terriers, on trouve, à côté de *L. narbonensis* du Midi de la France, une forme très proche vivant dans le sud de l'Italie, *L. tarentula,* la lycose des Pouilles, ou tarentule. Cette dernière était naguère accusée de provoquer par sa morsure des troubles graves à l'issue fatale si on n'employait pas le remède spécifique suivant : des musiciens devaient exécuter des airs au rythme rituel devant les patients, qui, soumis à une impulsion irrésistible, se levaient et se mettaient à danser une « tarentelle ». Lorsque, épuisés et couverts de sueur, ils s'écroulaient sur le sol, ils étaient guéris. En fait, il est maintenant prouvé que le venin de la lycose n'a pas d'effets graves sur l'homme, et que ces croyances et pratiques, auxquelles on a donné le nom de « tarentisme », doivent être considérées comme des manifestations d'hystérie collective.

Thomisus est le genre type d'une famille aux formes nombreuses, réparties sur toute la terre. Parce que leurs pattes sont dirigées vers le côté, elles se déplacent à la façon des crabes. Elles sont en général de petite taille, mènent une vie errante et ne filent guère que pour confectionner des cocons. La plupart ont des couleurs vives avec une prédominance de jaune, mais certaines espèces sont mimétiques et prennent, lorsqu'elles guettent les Insectes butineurs, la teinte de la fleur sur laquelle elles se tiennent.

Le genre *Salticus* et les suivants appartiennent à la très importante famille des *Salticides* qui réunit quelque deux mille espèces de taille moyenne (4 à 10 mm). Ces espèces ont toutes un aspect caractéristique : le bord antérieur du céphalothorax est largement tronqué et les yeux sont plus développés que chez les autres Araignées; on suppose que cette dernière particularité est en rapport avec un niveau psychique supérieur. Les couleurs brillantes, dans ce groupe, sont souvent dues, non à des pigments, mais à des interférences liées à la pilosité. Les Salticides, qui fréquentent les lieux les plus divers, sont des Araignées vagabondes, toujours en quête d'une proie. Comme leur nom l'indique, elles sont capables de sauter, effectuant des bonds qui atteignent trente fois la longueur de leur corps. *S. scenicus,*



A. Allegri



A. Margiocco



S. Lombardi

présent en Amérique, en Afrique du Nord et à travers toute l'Europe, chasse en terrain découvert, souvent en plein soleil. Dès qu'il détecte un petit Animal, il soulève la partie antérieure de son céphalothorax et l'oriente vers la proie. Il suit celle-ci des yeux et, si elle se rapproche, l'identifie à une distance qui varie entre 2 et 12 cm. S'il s'agit d'un Animal qui l'intéresse, le *Salticus* saute sur lui avec une précision presque infaillible; dans le cas contraire, il s'en désintéresse.

Le genre *Myrmarachne* groupe de nombreux Salticides qui ressemblent à des fourmis. *M. formicaria,* commun en Europe, a non seulement l'aspect mais aussi l'allure d'une fourmi : en effet, ce Salticide marche sur ses trois dernières paires de pattes, agitant constamment les premières, qui palpent le sol et simulent ainsi les antennes d'un Insecte.

Ordre des Opilions, ou Phalangides

Les Opilions sont des Arachnides dont les pattes sont souvent très longues. Alors que le corps a une longueur comprise entre 1 et 22 mm, l'envergure peut atteindre 20 cm. Le corps se présente comme une masse globuleuse, aucun rétrécissement ne séparant l'abdomen du céphalothorax; ce dernier est recouvert d'un bouclier dorsal, parfois soudé à plusieurs tergites abdominaux pour former une carapace qui s'étend sur une grande partie du corps; l'abdomen compte dix segments, dont certains sont décelables par les sillons dorsaux et ventraux qui les séparent; les autres sont fusionnés. Les deux yeux sont situés sur la région antérieure du céphalothorax, de part et d'autre d'un tubercule médian.

Les chélicères comprennent un premier article dans l'axe du corps, un second perpendiculaire au premier et dirigé vers le bas, et un troisième formant une pince avec le précédent. Les pattes-mâchoires peuvent être grêles et médiocrement développées, auquel cas elles ont un rôle tactile, ou fortes et épineuses, leur fonction étant alors préhensile.

Les pattes ambulatoires ont un tarse segmenté, avec un nombre d'articles variant de deux à une centaine; dans ce dernier cas, comme chez les espèces communes connues sous le nom de « faucheux », elles sont extrêmement longues mais ténues. Chez certaines formes exotiques, celles de la quatrième paire sont robustes et armées de fortes épines, qui en font des armes de défense.

Sous le céphalothorax s'ouvrent deux glandes produisant une sécrétion à odeur d'acide nitrique considérée comme répulsive. L'orifice génital a une position ventrale sur le premier segment de l'abdomen et les stigmates trachéens sont situés sur le second.

La femelle possède un ovipositeur, tube extensible qui prolonge l'utérus et a pour fonction de déposer les œufs. Le mâle, lui, est doté d'un pénis, long tube membraneux qui peut s'étendre hors de l'orifice génital. La reproduction donne lieu à des combats féroces entre mâles. Puis le vainqueur et la femelle s'accouplent face à face, pattes enchevêtrées. Contrairement à ce que l'on observe chez la plupart des autres Arachnides, il y a ici intromission du pénis dans la vulve de la femelle. Celle-ci recherche ensuite un endroit favorable et dépose, un à un, ses œufs dans le sol, grâce à son ovipositeur. Dans les pays tempérés, les Opilions ne vivent qu'un an; les œufs passent l'hiver dans le sol et se développent ensuite.

Les Opilions sont carnivores, mais n'exigent pas que leurs proies soient vivantes. Ils se repaissent souvent de cadavres d'Insectes. Il faut aussi signaler qu'ils recherchent l'eau et boivent avec avidité.

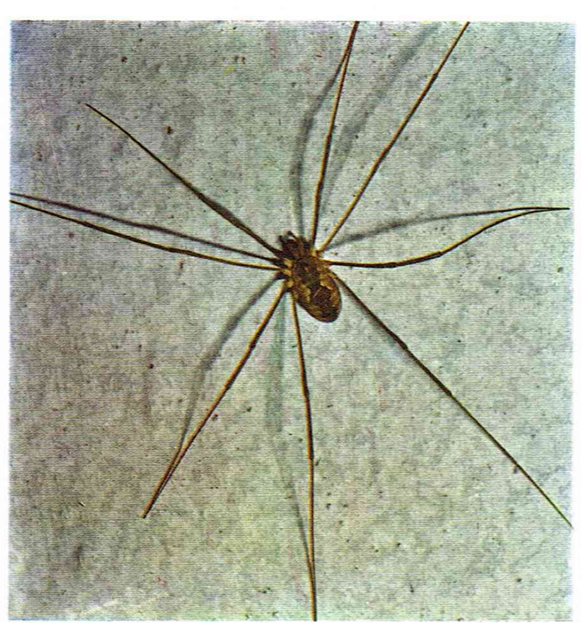
Les Opilions sont souvent cités en exemple quand on parle des phénomènes d'*autotomie :* en effet, si l'on saisit par une patte un *Phalangium* ou un *Opilio,* l'Animal abandonne son appendice par une rupture volontaire entre la hanche et le trochanter. La patte continue pendant un certain temps à se contracter par saccades, ce qui est à l'origine du nom de « faucheux » communément appliqué à ces Animaux, communs dans nos campagnes.

Le groupe des Opilions, dont on a décrit plus de trois mille espèces, a une distribution très large, puisqu'il n'est guère absent que des régions polaires, et qu'il a été signalé en montagne jusqu'à 4 500 m d'altitude. On l'a retrouvé à l'état fossile au Carbonifère, époque où vivaient déjà des formes proches des espèces actuelles.

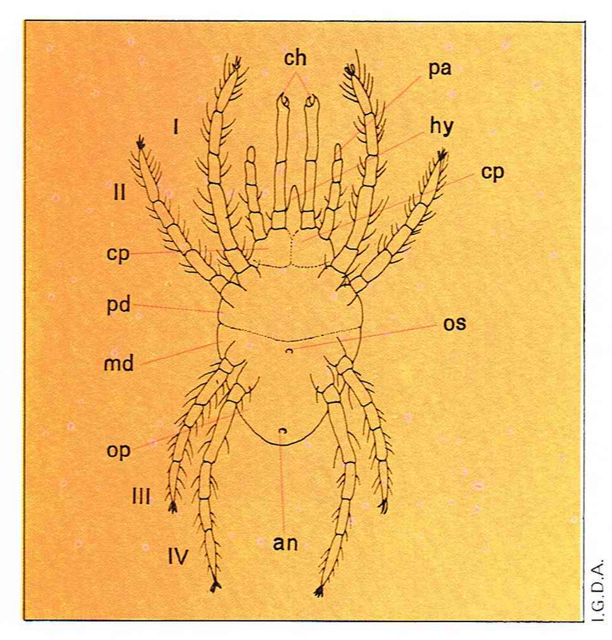
L'ordre des Opilions se divise en trois sous-ordres qui englobent au total une douzaine de familles. Parmi les genres représentés en Europe, on peut citer les *Siro,* Animaux minuscules de moins de 2 mm, rangés autrefois parmi les Acariens, auxquels ils ressemblent; on les trouve sous les pierres, dans les forêts humides. Les *Trogulus,* à corps très plat et à pattes assez courtes, se rencontrent dans les prairies humides. Les faucheux, déjà cités, sont certainement les plus familiers; ils constituent la famille des *Phalangides.* Ceux que l'on voit en été et en automne courant dans les champs et dans les bois, sur les murs et parmi les rochers, appartiennent à plusieurs espèces : *Phalangium opilio, Opilio parietinus, Liobunum rotundum, Mitopus morio,* etc. Tous ont en commun un corps globuleux et des pattes démesurément longues et grêles. C'est à la même famille qu'appartient le plus grand des Opilions d'Europe, *Gyas titanus,* habitant des Alpes et des Pyrénées, dont l'envergure atteint 15 cm.

Ordre des Acariens

Les Acariens ne forment pas un groupement naturel homogène, mais apparaissent plutôt comme un rassemblement hétérogène d'éléments appartenant à des lignées phylétiques distinctes. Aussi est-il pratiquement impossible de proposer une définition applicable à l'ordre tout entier.



S. Lombardi



◄ A gauche : la plupart des Opilions se caractérisent par des pattes ambulatoires extrêmement longues mais ténues. A droite : représentation schématique d'un Acarien vu par sa face ventrale; ch, chélicères; pa, palpe; hy, hypostome; cp, coxa des palpes; os, orifice sexuel; an, anus; op, opisthosome; md, métapodosome; pd, propodosome; I, II, III, IV, les quatre paires de pattes ambulatoires.

▶ *Une tique :* **Hamaphylis papuana.**



A. Margiocco

Les Acariens sont des Animaux libres ou parasites, petits ou même parfois minuscules; les plus grands atteignent 3 cm de long, alors que les plus petits ont une taille de l'ordre du dixième de millimètre. Leur corps est de forme très variable : long, étroit et vermiforme, ou circulaire et aplati, ou sphéroïdal, ou, encore, piriforme. La segmentation est presque toujours fortement estompée, mais on discerne cependant souvent un sillon en avant de la première paire de pattes et un autre entre les deuxième et troisième paires. Ce sillon divise le corps en deux parties, le *protérosome* et l'*hystérosome*. Le protérosome comprend une portion céphalique, le *gnathosome,* et une portion thoracique, le *propodosome,* alors que l'hystérosome englobe le reste du thorax, ou *métapodosome,* et l'abdomen, ou *opisthosome*.

Les pièces buccales, qui appartiennent au gnathosome, sont diversement modifiées et forment en général un appareil piqueur et suceur que l'on désigne improprement sous le nom de rostre. Les bases des pattes-mâchoires sont souvent soudées et étirées en une plaque triangulaire, l'*hypostome*. Les yeux, quand ils existent



G.S. Giacomelli

▶ *Les Acariens sont des Animaux petits et même parfois minuscules, comme le montre cette illustration : on peut juger de la taille de l'Animal par comparaison avec les dimensions des nervures de la feuille sur laquelle il est posé.*

(une ou plusieurs paires), sont situés sur la face dorsale du propodosome, qui porte aussi deux paires de pattes.

L'hystérosome peut être allongé et apparemment multiarticulé; il est plus souvent court et sans trace de segmentation. Les deux paires de pattes qui, typiquement, s'insèrent latéralement, portent à quatre paires le nombre des appendices locomoteurs, chez les adultes tout au moins, car les larves en possèdent trois paires au plus. Cependant, chez les formes parasites, la structure et le nombre de pattes varient beaucoup, et ces appendices peuvent manquer totalement.

L'anatomie interne des Acariens diffère notablement de celle de la majorité des autres Arachnides, ce qui est en rapport avec leurs particularités biologiques. Ainsi, chez les formes qui injectent un liquide digestif dans les tissus d'un hôte et absorbent ensuite le produit de la digestion, l'intestin postérieur est aveugle : l'anus manque. L'appareil circulatoire est souvent uniquement représenté par un système de lacunes, sans canaux différenciés et sans cœur. De même, s'il existe dans certains groupes des trachées respiratoires, celles-ci sont fréquemment absentes et les échanges gazeux s'effectuent alors exclusivement à travers les téguments.

Les sexes sont séparés. L'orifice génital s'ouvre en général à la partie antérieure de la face ventrale de l'abdomen, mais il peut aussi être postérieur ou même dorsal. L'accouplement et la fécondation, rarement observés, semblent présenter des modalités très diverses suivant les groupes. On sait qu'il y a parfois copulation et que, dans d'autres cas, le mâle introduit les spermatophores dans l'orifice génital de la femelle à l'aide des chélicères, des pattes-mâchoires ou de l'une des paires de pattes, différenciée à cette fin. La plupart des Acariens sont ovipares. Les œufs sont déposés, suivant le mode de vie, sur un Végétal, sur un Animal ou sur le sol.

Les Acariens sont, nous l'avons dit, libres ou parasites, mais, dans les deux cas, les habitats sont d'une grande variété. Les formes libres vivent soit dans le sol, ou dessus, dans les Mousses, les feuilles mortes, soit dans l'eau douce ou saumâtre, ou dans la mer, soit jusque dans les sources thermales, comme *Thermacarus nevadensis,* trouvé en Californie dans des eaux à 50 °C.

Les parasites infestent Végétaux et Animaux de toutes sortes, et même l'homme, provoquant malformations et maladies ou transmettant des germes pathogènes. Beaucoup d'espèces, libres quand elles sont adultes, sont parasites à l'état larvaire ou juvénile, ou *vice versa,* et on observe ainsi tous les degrés possibles entre la vie libre et le parasitisme.

En raison de leur petite taille, de leur exceptionnelle capacité à résister au jeûne, et du fait qu'ils peuvent être transportés par des Animaux, beaucoup d'Acariens sont ubiquistes, et on peut considérer qu'il y en a partout sur le globe.

▶ **Argas reflexus,** *une tique parasite des pigeons.*



Bavestrelli - Bevilacqua. - Prato

Les Acariens se divisent en six sous-ordres et en près de deux cents familles. Le nombre des espèces est supérieur à six mille. Les quelques formes citées ci-après donneront une idée de la diversité que présente l'ordre des Acariens.

Les représentants du genre *Ixodes* appartiennent au groupe des parasites que l'on désigne sous le nom de tiques et qui s'attaquent aux Vertébrés. *I. ricinus,* dont le mâle mesure 1 à 2 mm, alors que la femelle a les dimensions d'un pois quand elle est gorgée de sang, vit sur les chiens, les moutons et autres Animaux d'élevage, auxquels, dans certaines régions, il peut inoculer un piroplasme, agent de l'hémoglobinurie. Il n'est pas rare qu'une tique se fixe sur l'homme.

Une autre tique américaine, *Dermacentor andersoni,* inocule aux Mammifères le *Rickettsia rickettsi,* agent de la fièvre des montagnes Rocheuses, qui peut toucher l'homme, et le *Bacterium tularense*, responsable de la tularémie des lapins (qui peut aussi atteindre l'homme).

Assez voisines des précédentes, les tiques du genre *Argas* vivent dans les pigeonniers et les poulaillers. Elles se fixent sur les volailles pour s'alimenter, puis, repues, regagnent les fentes et interstices des parois; il n'est guère possible de les détruire que par une désinfection générale.

Pediculoides ventricosus mesure 0,25 mm de longueur; il est à la fois utile et nuisible à l'homme. D'une part, il parasite et détruit quantité de larves de *Calandra granaria,* Insecte qui cause de graves dégâts parmi les stocks de céréales. Mais, d'autre part, il attaque aussi l'homme et cause des dermatoses sérieuses (fièvre des céréales ou gale du grain).

Tetranychus telarius, de 0,4 à 0,6 mm de longueur, de couleur rouge ou brun rosâtre, tisse des réseaux de fils sous les feuilles de diverses plantes; au rythme de dix générations par an, ce parasite se multiplie rapidement et peut causer de sérieux dommages, notamment aux arbres.

Les *Trombidium* sont, à l'état adulte, d'un rouge vif et se rencontrent un peu partout dans la campagne. A l'état larvaire, ils parasitent Insectes, Oiseaux et Mammifères. Ainsi, la larve de *T. autumnalis,* qui mesure de 0,2 à 0,35 mm de longueur, s'attaque souvent à l'homme. Connue sous le nom d'aoûtat, elle est si abondante dans certaines régions qu'il n'est pas possible de se coucher dans l'herbe sans en ressentir les atteintes : le liquide digestif qu'elle injecte sous la peau provoque des démangeaisons intolérables, et parfois des réactions fébriles, mais sans conséquences graves.

L'aspect des *Demodex* diffère de celui des autres genres; le corps est très allongé, l'abdomen vermiforme, annelé, avec, dans la région antérieure, quatre paires de pattes très courtes. Ces Animaux vivent dans les follicules pileux des Mammifères. Sur le visage de l'homme les points noirs, ou comédons, sont dus à la présence de *D. folliculorum.* Ces Acariens sont tout à fait inoffensifs, mais, chez le chien, ils peuvent provoquer la gale folliculaire, affection sérieuse qui entraîne parfois la mort.

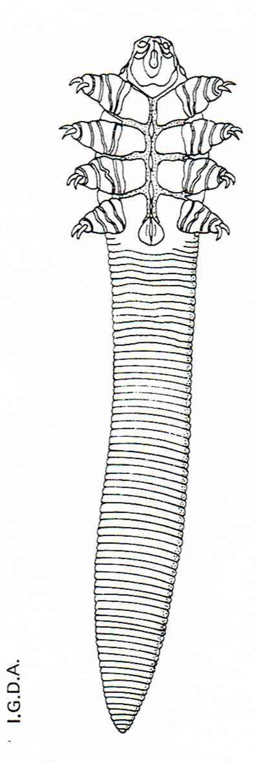
Les *Hydracna* sont des Acariens d'eau douce, nombreux dans les rivières et les étangs. Ils ont en général un corps presque sphérique et des couleurs brillantes. *H. globosa,* qui vit dans les eaux stagnantes, est d'un beau rouge écarlate et mesure de 2 à 4 mm.

Les *Halacarus* sont, comme les précédents, des Acariens aquatiques, mais qui vivent en mer, particulièrement dans les eaux peu profondes. Certains se tiennent cependant dans la zone abyssale.

Les espèces appartenant aux genres *Tyroglyphus* et *Glycyphagus* vivent sur les denrées alimentaires. Ainsi *T. siro* est bien connu sous le nom de « siro du fromage »; depuis l'Antiquité, il est le symbole de la petitesse dans le monde animal. Quant aux *Glycyphagus,* ils se fixent surtout sur les substances sucrées et peuvent provoquer des dermatoses chez les personnes qui manipulent ces dernières.

Sarcoptes scabiei est l'agent de la maladie connue sous le nom de gale. La femelle fécondée, qui mesure un quart de millimètre, creuse sous la peau de l'hôte des galeries de 20 à 30 mm, parallèles à la surface, où elle pond ses œufs. Une fois écloses, les larves remontent à la surface et c'est par elles que se fait la contagion, soit par contact direct entre personnes, soit par l'intermédiaire d'objets contaminés. Des variétés de la même espèce infestent les Animaux domestiques.

Les quatre cent cinquante espèces du genre *Eriophyes* ressemblent aux *Demodex;* leur corps est vermiforme et annelé, mais il n'y a que deux paires de pattes minuscules. Ces Animaux ne possèdent ni yeux, ni trachées, ni appareil circulatoire. Ils sont parasites des plantes et provoquent la formation de gales qui ressemblent à celles de certains Insectes. *E. vitis,* qui mesure de 0,1 à 0,2 mm, provoque l'érinose de la vigne, qui se présente sous la forme d'un feutrage rougeâtre sur la face inférieure des feuilles.


I.G.D.A.

▲ ***Fortement agrandi, un Acarien vermiforme,*** **Demodex folliculorum,** ***responsable de la présence de comédons sur le visage de l'homme.***

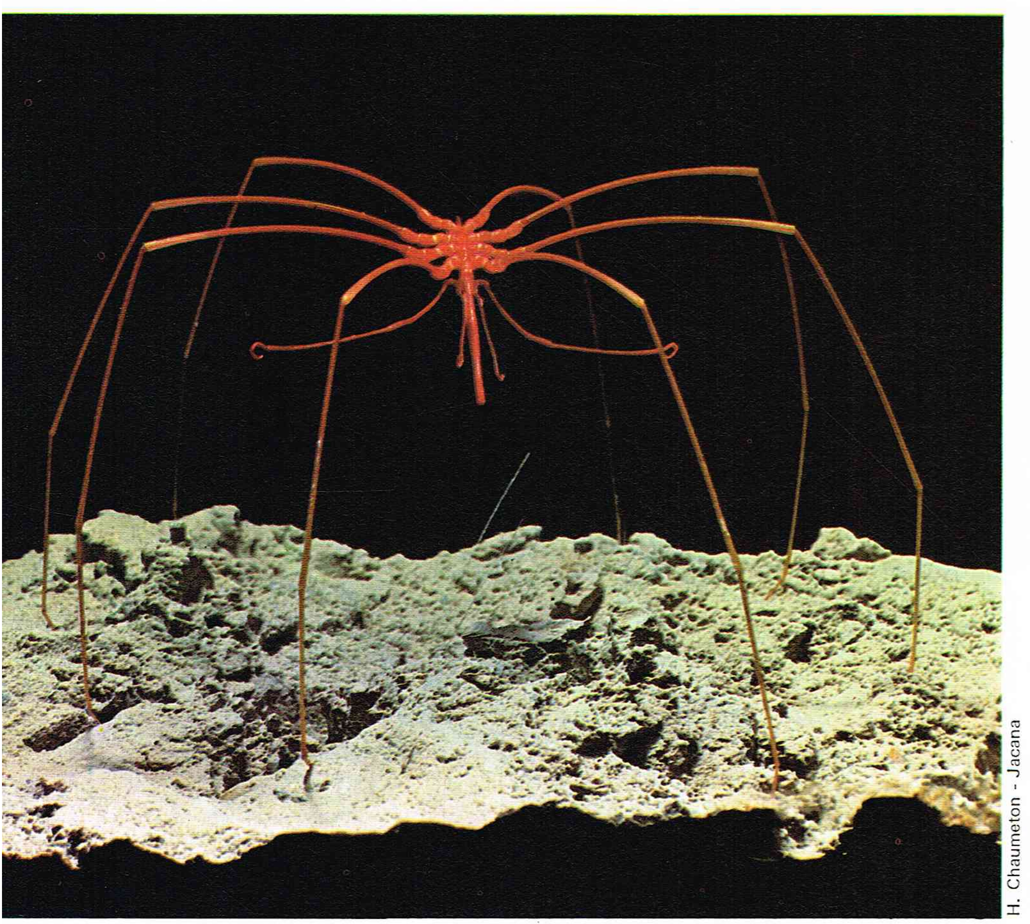
BIBLIOGRAPHIE

ANDRÉ M., BERLAUD L., DAWIDOFF C., FAGE L., GRASSÉ P.-P., MILLOT J., STORMER L., VACHON M., VANDEL A., WATERLOT G., 1949, *in* GRASSÉ P. P., *Traité de zoologie,* t. 6, Paris. - BEIER M., GERHARDT V., HELFER H., KAESTNER A., VITZHUM H., 1931-1941, *in* KUKENTHAL W., *Handbuch der Zoologie,* vol. 3, Berlin. - BERLAUD L., 1932, *les Arachnides,* Paris. - GRASSÉ P.-P. et TÉTRY A., 1963, *Encyclopédie de la Pléiade, Zoologie,* 2, *les Arthropodes,* Paris. - SAVORY Th., 1964, *Arachnida,* Londres et New York. - THOMAS M., 1953, *Vie et mœurs des Araignées,* Paris.


Titus


Titus

◀ ***Deux exemples de dommages causés aux plantes par des Acariens. Plusieurs centaines d'espèces de ce groupe sont nuisibles aux Végétaux.***



H. Chaumeton - Jacana

▲ **Colossendeis colossea** *est sans doute le géant du groupe des Pycnogonides, puisque son envergure atteint presque 60 cm.*

PYCNOGONIDES

Ce groupe d'Arthropodes exclusivement marins est aussi désigné sous le nom de Pantopodes, dont la signification étymologique est « tout en pattes ». Cela évoque bien l'aspect de la majorité d'entre eux, dont le corps proprement dit, très réduit, semble à première vue n'être que l'axe d'insertion des pattes, très longues et très grêles.

Organisation générale

Dans le corps, on distingue trois régions différenciées : une région céphalique, un tronc segmenté et un abdomen très court.

La *région céphalique* se prolonge en avant en une trompe, parfois plus longue que le corps. Elle porte dorsalement un tubercule oculaire avec deux paires d'yeux et, ventralement, trois paires d'appendices : les chélicères terminées par une pince, les *palpes* multi-articulés et les *ovigères*. Les deux premières paires peuvent manquer dans certains groupes, mais les ovigères ne font jamais défaut chez les mâles, qui transportent les œufs accrochés à ces appendices pendant la durée de l'incubation.

Le *tronc* comprend de quatre à six segments, dont le premier est soudé à la région céphalique, et qui sont peu mobiles entre eux ou soudés; chacun présente une paire de prolongements latéraux sur lesquels s'insèrent les pattes. Celles-ci, le plus souvent longues, sont composées de huit articles et se terminent par une griffe.

L'*abdomen* est un tubercule court, non segmenté, au sommet duquel est situé l'anus.

L'*appareil digestif* s'ouvre par une bouche triangulaire, bordée de lèvres denticulées, à armature chitineuse. C'est un appareil de succion doté de muscles puissants, à l'action duquel s'ajoute celle d'un pharynx, suceur lui aussi, et muni d'aiguilles chitineuses. Un court œsophage donne accès à l'intestin moyen, qui envoie des diverticules dans tous les appendices, palpes et ovigères exceptés; l'intestin postérieur est court. Le régime alimentaire se compose surtout d'Hydraires, de Spongiaires et de Bryozoaires.

L'*appareil circulatoire* est représenté par un cœur contractile dorsal, pourvu de deux à trois paires d'ostioles, qui envoie le sang dans un système de lacunes. La respiration s'effectue à travers les téguments.

Le *système nerveux* comprend une masse ganglionnaire antérieure traversée par l'œsophage et une chaîne de ganglions ventraux correspondant à chaque segment. On ne connaît pas d'organes sensoriels en dehors des yeux, qui ressemblent à ceux des Arachnides, et des soies, qui ornent le tégument.

Appareil reproducteur. Les sexes sont séparés et les gonades, qui s'étendent à l'intérieur du tronc, se prolongent dans les appendices, le long des diverticules gastriques. Les orifices génitaux s'ouvrent sur le deuxième article des pattes postérieures et parfois sur une ou plusieurs des paires précédentes. Le mâle féconde les œufs au moment de leur émission et les recueille sur ses ovigères, où ils restent accrochés jusqu'à l'éclosion. Les larves, dites *protonymphons*, n'ont que trois paires d'appendices qui correspondent aux chélicères, aux palpes et aux ovigères des adultes. Elles subissent une série de mues avant d'acquérir leur forme définitive.

On évalue à cinq cents environ le nombre d'espèces de Pycnogonides décrites. Exclusivement marines, nous l'avons dit, elles comprennent de nombreuses formes littorales, mais certaines fréquentent les eaux bathyales et abyssales, jusqu'à 7 000 m de profondeur.

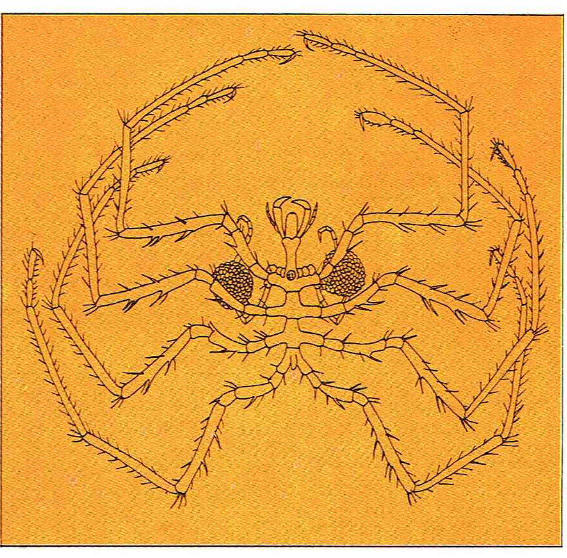
SYSTÉMATIQUE

Les Pycnogonides sont actuellement divisés en huit familles, en fonction du nombre et de la segmentation des appendices.

La plus importante est celle des **Nymphonidae** avec le genre *Nymphon* dont plusieurs espèces vivent dans nos mers. Ainsi *N. gracile,* dont le corps atteint 8 mm de long, alors que son envergure, pattes étendues, est de 5 à 6 cm, est commun sous quelques mètres d'eau en Méditerranée comme dans l'Atlantique.

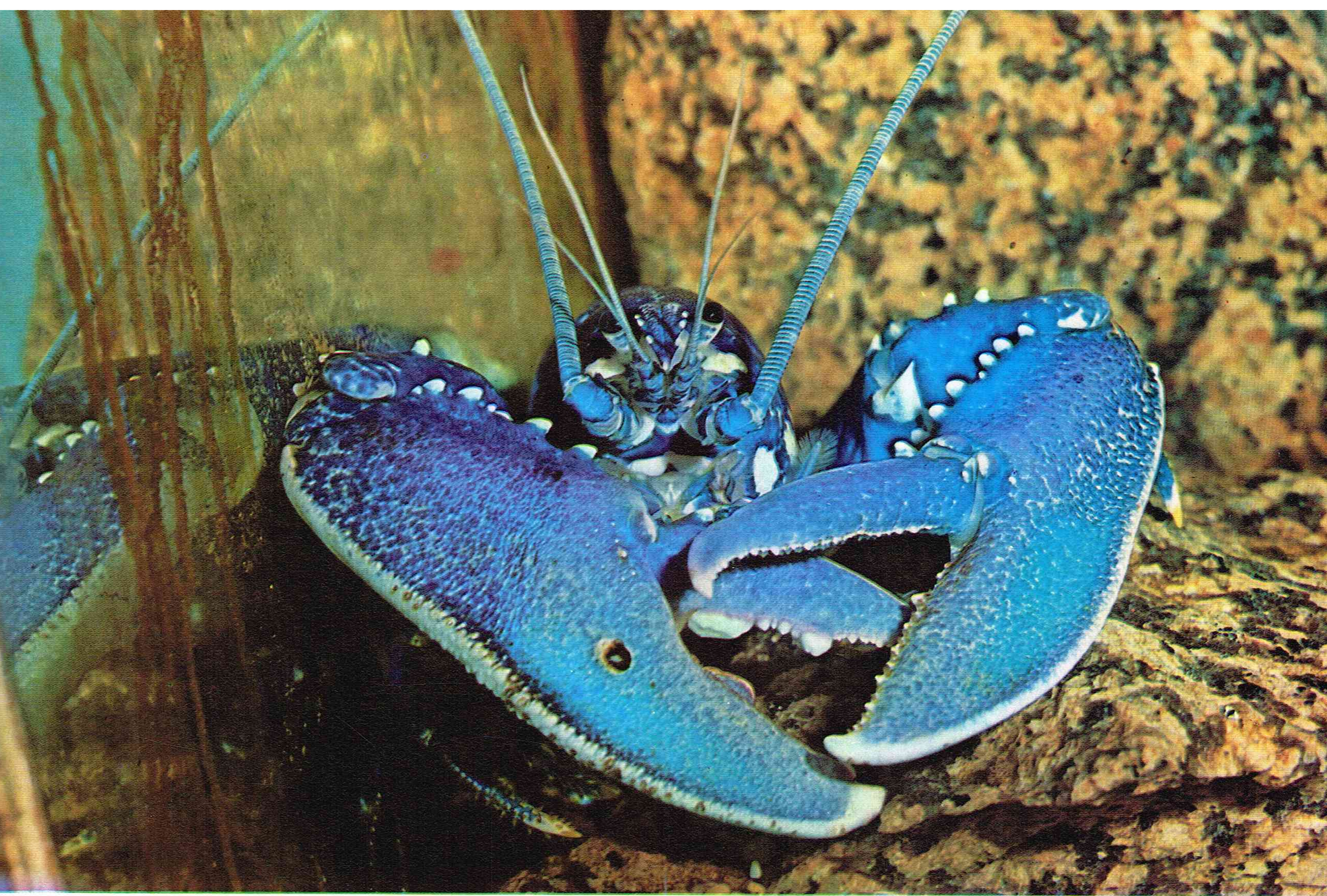
Les **Pycnogonidae** sont caractérisées par l'absence de chélicères, de palpes et d'ovigères chez les femelles, et par des pattes relativement courtes. *Pycnogonum littorale*, qui mesure 15 à 18 mm, pullule dans la Manche sur certains fonds.

Les **Collossendeidae**, enfin, comprennent de nombreuses espèces propres aux régions arctiques ou antarctiques, ou cantonnées dans les eaux profondes. Les représentants de cette famille sont de très grande taille, comme en témoigne le *Collossendeis colossea* capturé dans l'Atlantique par 1 500 m de profondeur et conservé au Muséum de Paris : son corps n'a que 3 cm, mais est prolongé par une trompe de 5 cm de long, et son envergure atteint presque 60 cm.



I.G.D.A.

▶ *Représentation schématique d'un Pycnogonide,* **Nymphon rubrum,** *mâle et adulte, sur lequel on observe la présence des ovigères destinés au transport des œufs pendant la durée de l'incubation.*



H. Chaumeton - Jacana

▲ ***Le homard de nos régions,***
Homarus gammarus,
Crustacé dont la coloration est bleue, vit sur les fonds rocheux littoraux, de la Norvège à la Méditerranée.

MANDIBULATES

Les Crustacés, les Myriapodes et les Insectes, qui constituent le vaste sous-embranchement des Mandibulates, présentent en commun plusieurs caractères qui les opposent aux autres Arthropodes. Ils sont dotés d'*antennes,* dont la morphologie et le développement sont très variés, et d'appendices masticateurs, les *mandibules* et les *mâchoires*. Les yeux, latéraux, comportent des *cônes cristallins*. La respiration est, en règle générale, *branchiale* chez les formes aquatiques et *trachéenne* chez celles qui vivent à l'air libre.

Les *Crustacés* sont des Animaux marins, dulçaquicoles, ou terrestres. Leur corps est divisé en un *céphalothorax* et un *abdomen,* et leurs appendices céphaliques comprennent deux paires d'antennes (les antennules et les antennes), ainsi que trois paires de pièces masticatrices (les mandibules, les premières et les deuxièmes mâchoires). Les appendices sont typiquement biramés. Les organes excréteurs sont représentés par des glandes *antennaires* et *maxillaires*. Le plus souvent, les sexes sont séparés et le développement est indirect, avec une forme initiale, le *nauplius*, caractéristique de la classe.

Les *Myriapodes* sont des Mandibulates terrestres, à respiration trachéenne, dont le corps comprend une *région céphalique* et un *tronc*. Les appendices céphaliques se composent d'une seule paire d'antennes, d'une paire de mandibules et d'une ou deux paires de mâchoires. Le tronc est constitué par une succession de segments, souvent en nombre élevé, dont chacun porte typiquement une paire d'appendices locomoteurs uniramés. Les organes excréteurs sont des tubes de Malpighi. Les sexes sont séparés et le développement est direct ou indirect.

Les *Insectes* représentent la classe de Mandibulates dont le degré d'organisation est le plus élevé et qui comprend le plus grand nombre d'espèces. Leur corps est divisé en trois régions : la *tête,* le *thorax* et l'*abdomen*. Les appendices céphaliques sont : une paire d'antennes, une paire de mandibules et deux paires de mâchoires. La tête porte également des yeux simples et des yeux composés. Le thorax comprend trois segments dont chacun porte une paire d'appendices locomoteurs ; le plus souvent, sur chacun des deux segments postérieurs, s'insère une paire d'ailes. Les organes excréteurs sont des tubes de Malpighi. Les sexes sont en général séparés, mais il existe de nombreuses espèces hermaphrodites et d'autres qui se reproduisent par parthénogenèse. Le développement est direct ou indirect ; ses modalités sont, cependant, extrêmement variées suivant les groupes.

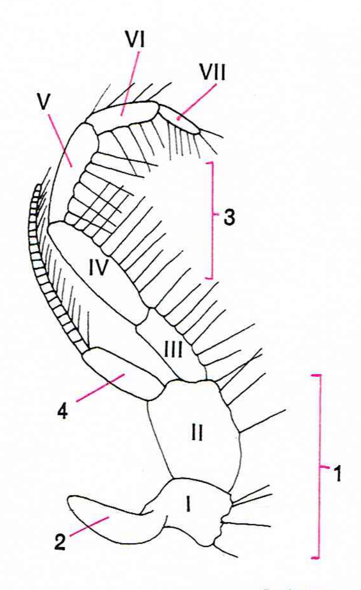
CRUSTACÉS

Les Crustacés jouent, dans le domaine aquatique et particulièrement dans les mers, un rôle important que l'on ne peut comparer qu'à celui des Insectes sur la terre ferme. Cependant, les Insectes comptent un plus grand nombre d'espèces : on en a décrit plus d'un million et il en existerait trois à quatre fois plus, alors que l'on connaît environ trente mille espèces de Crustacés.

Les Crustacés ont peuplé tous les districts du domaine marin et des eaux continentales et forment une bonne part de l'énorme masse de matière vivante que l'on appelle le *plancton*. Comme certains Insectes se sont adaptés à la vie aquatique, certains Crustacés sont devenus des Animaux terrestres. Mais si, dans les deux classes, plusieurs lignées se sont orientées vers le parasitisme, un groupe entier de Crustacés, celui des Cirripèdes, a adopté un mode de vie exceptionnel chez les Arthropodes : avant d'atteindre l'âge adulte, les individus se fixent de façon définitive à un support solide, comme certains Animaux beaucoup plus primitifs (les Éponges ou les coraux). Au sein de la diversité morphologique et biologique qui caractérise la classe des Crustacés, on trouve un assez grand nombre de formes comestibles.

Organisation générale

Le corps de l'ancêtre dont sont issues les différentes lignées de Crustacés aurait été composé de deux parties : la *tête,* comprenant trois segments fusionnés et pourvue de deux paires d'antennes et d'une paire de mandibules,



▲ *Schéma du troisième maxillipède biramé d'un Crustacé du genre* Penaeus *: 1, protopodite; 2, épipodite (branchie); 3, endopodite; 4, exopodite. Les chiffres romains indiquent les articles particuliers : I, coxa; II, basis; III, ischion; IV, mérus; V, carpe, VI, propode; VII, dactyle.*
▼ *Schéma de l'anatomie d'un crabe du genre* Carcinus *: ch, chélipèdes, ca, carapace; an, antennes; mu, muscles moteurs des mandibules; cd, canal déférent; te, testicule; he, hépatopancréas; br, branchies; cœ, cœur; ar, artères. I, II, III, IV, pattes ambulatoires.*

Classe des CRUSTACÉS

□ *Sous-classe des Céphalocarides*

□ *Sous-classe des Branchiopodes*
- ○ *Ordre des Anostracés*
- ○ *Ordre des Notostracés*
- ○ *Ordre des Conchostracés*
- ○ *Ordre des Cladocères*

□ *Sous-classe des Ostracodes*

□ *Sous-classe des Mystacocarides*

□ *Sous-classe des Copépodes*

□ *Sous-classe des Branchioures*

□ *Sous-classe des Cirripèdes*
- ○ *Ordre des Thoraciques*
- ○ *Ordre des Rhizocéphales*

□ *Sous-classe des Malacostracés*

— Super-ordre des Phyllocarides
- ○ *Ordre des Leptostracés*

— Super-ordre des Syncarides
- ○ *Ordre des Anaspidacés*
- ○ *Ordre des Bathynellacés*

— Super-ordre des Péracarides
- ○ *Ordre des Mysidacés*
- ○ *Ordre des Cumacés*
- ○ *Ordre des Tanaïdacés*
- ○ *Ordre des Isopodes*
- ○ *Ordre des Amphipodes*

— Super-ordre des Hoplocarides
- ○ *Ordre des Stomatopodes*

— Super-ordre des Eucarides
- ○ *Ordre des Euphausiacés*
- ○ *Ordre des Décapodes*

et le *tronc,* formé d'une série de segments tous semblables dotés chacun d'une paire d'appendices, à l'exception du dernier, le *telson.*

En fait, l'organisation décrite ci-dessus est hypothétique et on ne connaît aucun Crustacé vivant ou fossile dont les segments céphalisés soient si peu nombreux, et dont le corps soit formé d'une succession de segments semblables, munis d'appendices identiques. Au cours de l'évolution, des adaptations fonctionnelles ont entraîné une spécialisation des appendices, et, parallèlement, la différenciation du corps en régions morphologiquement distinctes, avec fusion ou même disparition d'éléments métamériques originels. Ainsi, le corps d'un Crustacé, exception faite des formes très modifiées par la vie fixée ou par le parasitisme, est divisé en trois régions : la tête, ou *céphalon,* incluant au moins cinq segments d'origine somatique, le thorax, ou *péréion,* dont un nombre variable de segments peuvent être soudés à la tête pour former un *céphalothorax,* et l'abdomen, ou *pléon.*

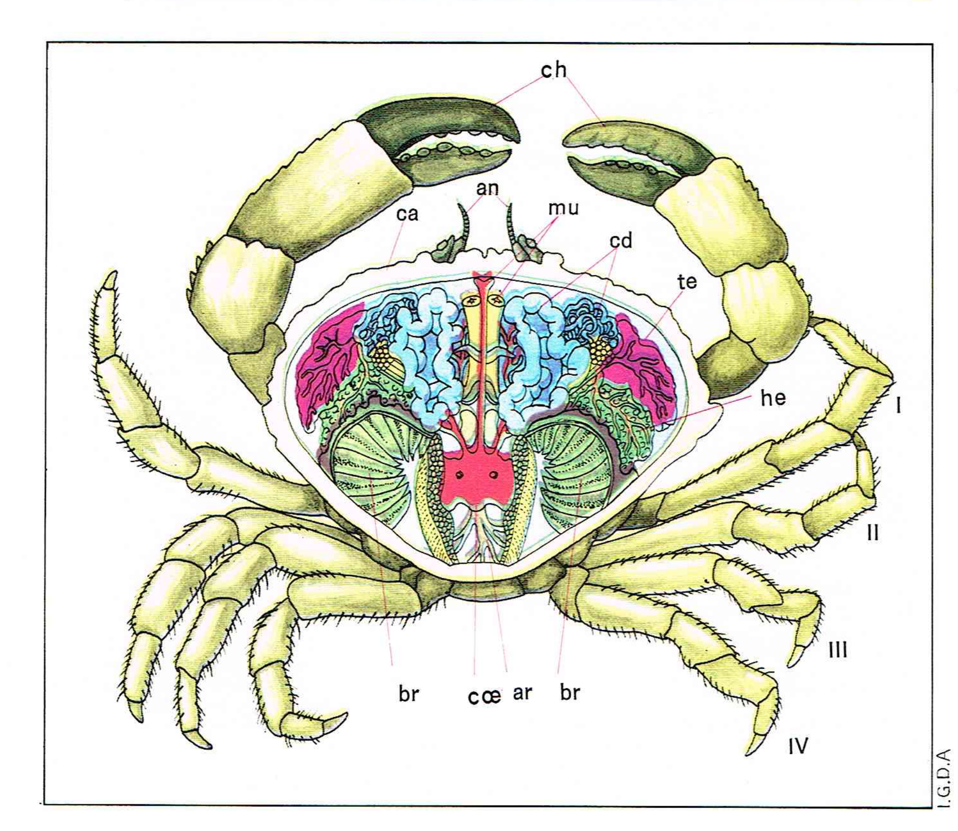
Chaque segment comporte fondamentalement un squelette externe imprégné de chitine et composé de deux plaques, l'une dorsale arquée, le *tergite,* l'autre ventrale, le *sternite,* réunies latéralement par les *pleures,* ceux-ci pouvant être renforcés par des sclérifications, ou *pleurites,* dans le prolongement du tergite. Les appendices s'attachent de part et d'autre du sternite. Cette disposition originelle est souvent masquée par les fusions et adaptations que nous venons de mentionner, mais on peut l'observer aisément sur l'abdomen d'une langouste ou d'une crevette. Le nombre de segments postcéphaliques est constant et égal à dix-neuf chez les Malacostracés, qui constituent la sous-classe la plus évoluée. Dans les autres groupes il varie considérablement; très réduit chez les Ostracodes, dont certains n'ont que trois paires d'appendices postoraux, il dépasse cinquante chez les Branchiopodes.

Beaucoup de Crustacés présentent une carapace; celle-ci, par son origine morphologique, est une caractéristique typique de la classe. Repli du tégument issu de la région dorso-postérieure de la tête, elle revêt des aspects très variés et remplit des fonctions différentes suivant les groupes : chez une partie des Branchiopodes et chez les Ostracodes, elle est bivalve et enferme totalement le corps; chez les Décapodes, elle forme un bouclier protégeant dorsalement et latéralement la région céphalothoracique, alors que, chez les Cirripèdes, elle constitue un manteau renforcé par des plaques calcaires, dont certaines peuvent se souder en une loge rigide solidaire de son support.

Les appendices des Crustacés présentent une grande diversité de formes, mais, dans leur structure, on peut en général reconnaître les éléments d'un type fondamental caractéristique de l'ensemble de la classe : sur un pédoncule, le *protopodite,* composé de deux articles, le *coxopodite,* ou *coxa,* et le *basipodite,* ou *basis,* s'articulent une rame interne, l'*endopodite,* et une rame externe, l'*exopodite.* Le protopodite peut présenter des processus internes, ou *endites,* et des processus externes, ou *exites.* Les endites des pièces buccales sont souvent modifiés en pièces masticatrices, ou *gnathobases,* et les exites de divers appendices peuvent se transformer en *branchies.*

La description d'un Décapode marcheur à abdomen normal (homard, langoustine ou écrevisse par exemple) fournit un exemple concret de l'organisation d'un Crustacé. La région antérieure est formée par la fusion partielle du céphalon et des huit segments du thorax, l'ensemble étant protégé dorsalement et latéralement par la carapace céphalothoracique pourvue d'un *rostre.* L'abdomen est composé de six segments articulés et du telson, terminal. Les appendices sont nettement visibles en vue ventrale, ceux de la région buccale étant cependant d'observation plus difficile, car ils s'insèrent très près les uns des autres et se superposent comme les feuillets d'un livre.

Les antennules (A1), placées en dessous des yeux, sont constituées par un pédoncule de trois articles surmonté de deux flagelles multiarticulés; on considère, en général, que cet aspect bifurqué ne correspond pas à la structure biramée fondamentale, aucun de ces flagelles ne pouvant être assimilé à un exopodite. Les antennes (A2), très écartées, sont composées d'un pédoncule de cinq articles et d'un fouet multiarticulé. Sur la coxa s'ouvre la glande antennaire, alors que, sur le basis, s'insère latéralement une large *écaille* représentant l'exopodite. A ces deux paires



d'appendices sensoriels succèdent six paires d'appendices qui forment l'appareil buccal. Les trois premières sont proprement céphaliques ; ce sont, au niveau de la bouche, les *mandibules* (Md), pièces robustes essentiellement masticatrices, puis les *maxillules* (Mx1), en grande partie formées par les endites du protopodite, et les *maxilles* (Mx2), très particulières du fait du développement de l'exopodite en *scaphognathite*.

Les trois paires suivantes, d'origine thoracique, présentent une réduction de leurs régions masticatrices et, en même temps, un développement de leur aspect pédiforme au fur et à mesure qu'on s'éloigne de la bouche. Ce sont les pattes mâchoires, ou *maxillipèdes* (Pmx1, Pmx2, Pmx3). Le troisième maxillipède présente une structure biramée typique et un épipodite transformé en branchie ; il assure ainsi simultanément des fonctions masticatrices, tactiles, respiratoires, et sans doute, également, préhensiles et locomotrices par son endopodite pédiforme. Les pattes thoraciques proprement dites, ou *péréiopodes*, sont au nombre de cinq paires (P1 à P5). Dépourvues d'exopodite, elles comprennent un protopodite de deux articles *(coxa + basis)* et un endopodite de cinq articles *(ischion + mérus + carpe + propode + dactyle)*. Les appendices de la première paire, les *chélipèdes*, servent à la préhension et sont en même temps des armes défensives et offensives. Ils se terminent en deux fortes pinces, dont la dissymétrie est liée à une spécialisation différente. La pince broyeuse, indifféremment la gauche ou la droite, est plus volumineuse, ses mors sont armés de fortes dents arrondies, irrégulières, peu nombreuses, alors que la pince coupante est plus finement denticulée. Les deux péréiopodes suivants sont encore pourvus d'une pince terminale, mais beaucoup plus petite ; enfin, les deux derniers ont une extrémité en forme d'ongle. Les orifices génitaux du mâle sont localisés sur la base des dernières pattes thoraciques, tandis que ceux de la femelle se trouvent sur la troisième paire.

Chacun des six segments de l'abdomen porte une paire de *pléopodes* comprenant typiquement un article basilaire et deux rames foliacées. En fait, les paires antérieures présentent des différenciations en fonction du sexe. Chez le mâle le premier pléopode est assez grêle, rigide, pointu, avec une sorte de gouttière longitudinale près du sommet ; le second ressemble davantage à un pléopode normal, mais la rame interne est pourvue d'une petite lame latérale rigide. Comme nous le verrons plus loin, tous deux jouent un rôle dans la copulation. Chez la femelle, le premier pléopode seul est modifié ; il est petit, grêle, uniramé et est sans doute non fonctionnel. Les pléopodes non modifiés ont, jusqu'à la cinquième paire, une fonction natatoire ; chez la femelle, ils servent, en outre, à l'accrochage des œufs. Les appendices de la dernière paire, ou *uropodes*, sont modifiés d'une tout autre façon : les deux rames sont élargies en palettes natatoires et forment, avec le telson, un éventail caudal.

Dans ses grandes lignes, l'organisation des autres Décapodes correspond à celle décrite ci-dessus, avec cependant des adaptations évolutives qui ont conféré à certaines formes un aspect différent : ainsi, une réduction de l'abdomen et de ses appendices a conduit au type morphologique des Brachyoures, ou crabes. Nous verrons, avec les divers groupes de Crustacés, comment on peut comprendre leur organisation, en se reportant au schéma de base exposé ici, et qui correspond aux formes les plus évoluées.

Tégument et coloration. L'épithélium ectodermique, ou *hypoderme*, sécrète une cuticule chitineuse qui forme l'*exosquelette* et comprend deux assises principales, l'*épicuticule* externe, assez mince, et l'*endocuticule* dans laquelle on distingue, de l'extérieur vers l'intérieur, une zone pigmentée, une zone calcifiée et une zone non calcifiée. De nombreux Crustacés présentent des colorations assez vives, dues à divers pigments (caroténoïdes, mélanine, etc.) qui sont localisés dans la zone pigmentée de l'endocuticule ou dans des cellules ramifiées spéciales, les *chromatophores*. Dans ce dernier cas, les granules de pigment peuvent, en fonction de l'éclairement ou de la coloration du milieu, s'étendre à l'intérieur des branches des chromatophores ou, au contraire, se rétracter. Ce phénomène est connu sous le nom d'*adaptation chromatique* et on l'observe, par exemple, chez de nombreuses crevettes qui prennent la couleur des Algues parmi lesquelles elles vivent. Cependant, on sait, maintenant, que ces adaptations sont en partie commandées par des sécrétions hormonales.

Appareil digestif. Le tube digestif comprend deux parties (antérieure et postérieure) d'origine ectodermique, et une partie moyenne, d'origine endodermique. Chez les Décapodes, l'estomac comporte un système de pièces articulées calcifiées, actionnées par des muscles puissants. Ces pièces constituent un appareil triturant, « le *moulin gastrique* ». Dans d'autres groupes, les structures gastriques sont moins complexes, mais jouent le même rôle. Dans la partie antérieure de l'intestin moyen débouchent des diverticules de l'*hépatopancréas* qui a une double fonction : sécréter des enzymes digestives et absorber les produits de la digestion. L'intestin postérieur aboutit à l'anus qui s'ouvre ventralement sous le telson. Le tube digestif est rudimentaire ou même absent chez certains groupes parasites, les Rhizocéphales par exemple, qui absorbent leur nourriture à travers les téguments.

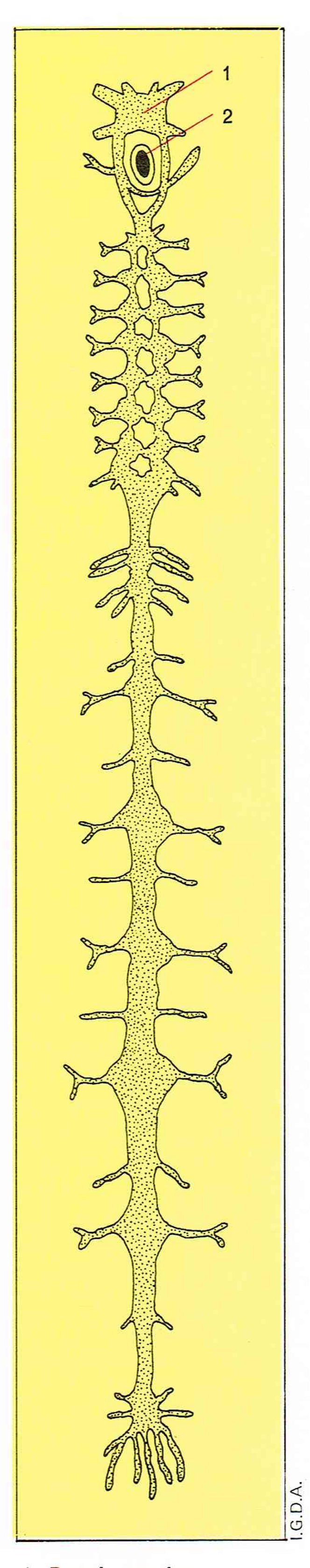
Appareil circulatoire. Le cœur est situé dans un sinus péricardique, au-dessus du tube digestif. Le sang, admis par des ostioles, est envoyé par les contractions des parois cardiaques dans des artères ramifiées, puis circule dans les lacunes qui entourent les différents organes ; il est ensuite drainé vers les branchies et, enfin, ramené au cœur par des sinus veineux. Chez les Crustacés les moins évolués, les artères peuvent manquer et le cœur s'ouvre directement dans les sinus. Dans plusieurs groupes, le cœur est absent et le sang circule grâce aux contractions du tube digestif.

Appareil respiratoire. Chez beaucoup de petits Crustacés, il n'y a pas d'organes respiratoires spécialisés et les échanges gazeux s'effectuent à travers les téguments. Cependant, lorsque ces derniers sont revêtus d'une cuticule épaisse, on trouve des branchies annexées à certains appendices. Chez les Décapodes, ces branchies sont localisées de part et d'autre du céphalothorax, dans les chambres branchiales situées entre le corps et la carapace. Dans certains cas, il n'y a pas de branchies différenciées et la respiration est assurée par les pléopodes. Chez les Isopodes adaptés à la vie terrestre, des invaginations sur les exopodites des pléopodes forment des chambres remplies d'air, appelées *pseudo-trachées*.

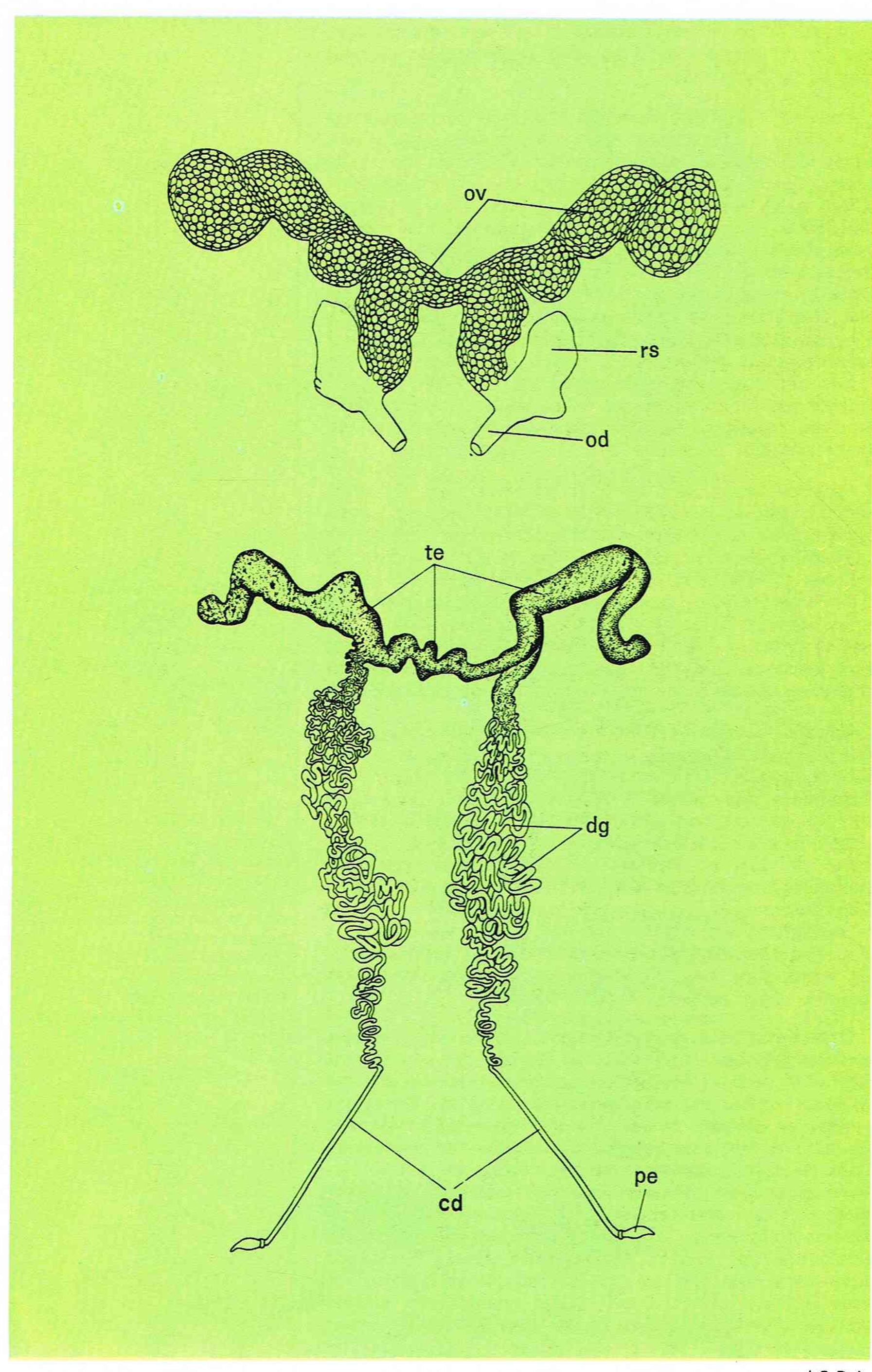
Organes excréteurs. Les principaux organes excréteurs sont les glandes antennaires et les glandes maxillaires. Sauf chez certains Mysidacés, ces deux types de glandes ne fonctionnent pas simultanément : chez les Branchiopodes, les glandes antennaires interviennent pendant la vie larvaire, puis sont relayées par les glandes maxillaires. Chez les Décapodes, par contre, l'ordre de fonctionnement est inverse ; glandes antennaires et glandes maxillaires ont une structure voisine, et se composent d'un *saccule cœlomique* d'origine mésodermique et d'un canal contourné qui aboutit au pore excréteur ; la glande antennaire comporte une vessie où l'urine s'accumule avant d'être éliminée. Des cellules glandulaires, situées dans les diverticules digestifs, ont aussi un rôle excréteur.

Système nerveux. Chez les Décapodes, comme le homard ou l'écrevisse, le système nerveux comprend une masse ganglionnaire supraœsophagienne, ou cerveau, qui innerve les appendices préoraux. Une masse ganglionnaire sous-œsophagienne, reliée à la précédente par des connectifs, innerve les pièces buccales et se prolonge par une chaîne nerveuse ventrale qui a conservé une disposition métamérique, avec une paire de ganglions plus ou moins fusionnés correspondant à chaque segment. Le système sympathique est bien développé, avec une partie antérieure, issue des connectifs périœsophagiens, et une partie postérieure, formée par des nerfs partant du dernier ganglion abdominal.

Chez les autres Crustacés supérieurs, les différences portent principalement sur le degré de concentration des ganglions de la chaîne ventrale. Chez les crabes, ils sont tous réunis en une masse unique. Dans les autres groupes, le système nerveux est moins complexe, mais on observe aussi des condensations de ganglions, par exemple, chez les Ostracodes, où cerveau et ganglion œsophagien sont unis en une seule masse. Le type le plus primitif est sans doute celui des Branchiopodes, chez lesquels le cerveau ne correspond qu'à deux paires de ganglions, alors que les



▲ ***Représentation schématique simplifiée du système nerveux d'une écrevisse (genre* Astacus*) : 1, ganglion cérébral; 2, œsophage.***



▲ *Représentation simplifiée des appareils sexuels femelle (en haut) et mâle (en bas) de* **Potamon edule*****; appareil femelle : ov, ovaire; rs, réceptacle séminal; od, oviducte; appareil mâle : te, testicule; dg, canal déférent glandulaire; cd, canal déférent éjaculateur; pe, pénis.***

éléments de chaque paire ventrale sont largement séparés et reliés par des commissures.

Organes des sens. Les yeux des Crustacés sont de deux sortes; on distingue l'*œil médian*, ou *nauplien*, impair, et les *yeux composés*, pairs. L'œil médian, de structure simple, est, en général, présent au premier stade larvaire *(nauplius)*. Il persiste parfois comme l'unique organe de la vision (chez les Copépodes), ou concurremment avec des yeux pairs (chez les Branchiopodes). Il est vestigial ou absent chez les Malacostracés. Les yeux composés ont une structure comparable à celle qu'on observe chez les Insectes, c'est-à-dire qu'ils sont formés par l'assemblage d'un nombre variable d'éléments visuels, ou *ommatidies*, entourés de cellules pigmentaires. L'ensemble est recouvert par une cuticule transparente, la cornée, qui présente de multiples facettes correspondant aux ommatidies. Les yeux composés sont, le plus souvent, sessiles chez les Crustacés les moins évolués, et pédonculés chez les Malacostracés. Il ne s'agit cependant pas d'une règle absolue : les Isopodes et les Amphipodes, bien que rangés parmi les formes supérieures, ont des yeux sessiles, alors que les Anostracés, primitifs à beaucoup d'égards, ont des yeux pédonculés.

De nombreux poils et soies disposés sur le corps et les appendices des Crustacés sont des organes tactiles. Quant aux filaments à fine cuticule, les *æsthetascs*, qui sont insérés sur les antennes, on leur attribue un rôle olfactif ou gustatif. Un autre organe sensoriel important, qui se présente chez certains Malacostracés, est le *statocyste*, organe d'équilibration constitué par une vésicule tapissée de soies et contenant des grains de sable ou des concrétions calcaires *(statolithes)*. Enfin, on observe sur le corps et les appendices des Crustacés de nombreux poils et soies, dont le rôle, mal connu, est sans doute tactile ou olfactif; leurs multiples différenciations laissent supposer qu'ils sont spécialisés et ont des fonctions sensorielles propres.

Appareil reproducteur. Chez la majorité des Crustacés, les sexes sont séparés; cependant, certains groupes ou certaines espèces présentent un hermaphrodisme lié à un mode de vie particulier. Ainsi, les Cirripèdes, Animaux fixés, possèdent des testicules et des ovaires qui fonctionnent simultanément. Chez les Isopodes parasites et chez quelques espèces appartenant à divers ordres, l'hermaphrodisme est successif, et le plus souvent *protandrique*, c'est-à-dire qu'une phase mâle précède la phase femelle. L'appareil génital, qu'il soit mâle ou femelle, comprend essentiellement deux gonades, souvent partiellement ou complètement fusionnées, qui s'étendent de part et d'autre du tube digestif, et une paire de canaux efférents qui s'ouvrent à l'extérieur. Les orifices génitaux occupent une position, très variable selon les groupes, mais identique chez les deux sexes, sauf chez les Cirripèdes et les Malacostracés : ces derniers ont toujours leurs orifices femelles sur le sixième segment thoracique (en général, sur la coxa des P3) et les orifices mâles sur le huitième (en général, sur la coxa des P5).

Mâles et femelles présentent fréquemment un dimorphisme sexuel très marqué. Chez les Décapodes, le mâle est plus grand que la femelle et possède des chélipèdes plus volumineux. Au contraire, chez les Copépodes et les Isopodes parasites, il est, par rapport à la femelle, sur laquelle il vit, un organisme minuscule. Parmi les très nombreuses différenciations d'appendices liées au sexe, on peut citer celles qui portent sur les antennules; chez certains Cladocères et chez de nombreux Copépodes, ces organes sont modifiés chez le mâle et servent à maintenir la femelle pendant l'accouplement. De plus, chez les mâles, les deux premières paires d'appendices abdominaux sont souvent transformées en *gonopodes* et constituent ainsi un appareil copulateur. Chez les Décapodes, dont la morphologie externe a été décrite plus haut, on observe cependant que, chez le homard par exemple, les deux paires de gonopodes fonctionnent, au cours de l'accouplement, de la façon suivante : les *spermatophores*, formés à l'intérieur des conduits déférents et contenant les spermatozoïdes, sont recueillis dans les premiers gonopodes creusés en gouttières; poussés par la lame calcifiée des seconds, qui agissent comme un balai, ils sont déposés sur les sternites de la femelle, au niveau des orifices génitaux. Chez beaucoup de crabes, les premiers gonopodes forment un tube complet et les seconds jouent le rôle de pistons; les spermatophores sont introduits à l'intérieur des voies génitales femelles et stockés dans un *receptaculum seminis*, ou spermathèque, diverticule des oviductes; chez certaines crevettes connues sous le nom de Pénéides, on trouve aussi un réceptacle séminal, le *thelycum*; cependant, si ce dernier s'ouvre à proximité des orifices génitaux, il est indépendant des oviductes.

La fécondation est parfois interne, quand il existe une spermathèque. Elle est le plus souvent externe et a lieu au fur et à mesure de la ponte. Les œufs sont rarement libérés dès leur émission; le plus souvent, ils sont portés par la femelle jusqu'à l'éclosion, soit entre les valves de la carapace comme chez les Ostracodes, soit à l'intérieur du manteau comme chez les Cirripèdes, soit accrochés aux pattes thoraciques ou abdominales, enfermés ou non dans une poche incubatrice, comme chez les Malacostracés; ils peuvent aussi être contenus dans un ou deux sacs appendus à l'abdomen, comme chez les Copépodes. Leur nombre et leur taille sont très variables, même à l'intérieur d'un groupe. Parmi les Décapodes, certains

pagures n'en portent que quelques-uns, très volumineux, alors qu'un tourteau *(Cancer pagurus)* peut pondre en une fois plus de trois millions d'œufs minuscules. Dans certains cas (Mystacocarides), l'œuf est unique.

La reproduction des Crustacés est sexuée en règle générale ; cependant, c'est dans cette classe que l'on observe l'un des exemples les plus typiques de la parthénogenèse, celui des daphnies et d'autres Branchiopodes qui vivent dans les eaux douces et souvent dans les mares temporaires. Lorsque les conditions sont favorables, les œufs se développent sans fécondation et donnent exclusivement des femelles, dont les générations se succèdent jusqu'au moment où les facteurs écologiques s'altèrent. Alors apparaissent des mâles, et certaines femelles émettent des œufs qui nécessitent une fécondation. Ces œufs, dits durables, sont capables de résister aux conditions les plus défavorables, par exemple à la dessiccation, et reprennent leur développement lorsque les conditions s'améliorent.

Glandes endocrines. Les Crustacés supérieurs, ou Malacostracés, possèdent plusieurs glandes endocrines qui interviennent dans les processus de croissance, de mue, de gamétogenèse, de différenciation sexuelle, etc. Les *organes Y* ou *organes frontaux latéraux* sont des glandes céphaliques paires, dont l'ablation arrête les mues et la croissance. La *glande du sinus* accumulerait une hormone, inhibitrice de la mue, sécrétée par les *organes X*, ou *organes de Hanström*. Son rôle dans la gamétogenèse et dans l'adaptation chromatique a également été mis en évidence. Les *glandes androgènes* existent chez les mâles de nombreux Malacostracés ; elles sont, en général, accolées au canal déférent. Leur implantation chez une femelle détermine l'apparition de caractères sexuels mâles avec la transformation de l'ovaire en testicule. Inversement, l'ablation de la glande androgène entraîne une féminisation. En ce qui concerne les autres Crustacés, on n'a qu'une connaissance limitée de leurs glandes endocrines. Il est probable que, chez la plupart d'entre eux, opèrent des mécanismes neuro-sécréteurs ; des substances hormonales peuvent être élaborées par différents organes, notamment par des cellules des ganglions cérébraux et thoraciques.

Développement

Au moment de l'éclosion, le jeune Crustacé est, le plus souvent, très différent de l'adulte. Avant d'acquérir sa forme définitive, il doit passer par une série de stades larvaires dont le nombre varie suivant les groupes, et parfois d'une espèce à une autre.

Typiquement, le premier stade libre est un *nauplius*, petit organisme au corps ovale, possédant un œil médian unique et trois paires d'appendices natatoires, les premiers simples, les deux autres biramés, correspondant respectivement aux antennules, aux antennes et aux mandibules. Qu'il s'agisse d'un Copépode, d'un Ostracode, d'un Cirripède ou d'un Pénéide (crevette), la structure d'ensemble est la même ; néanmoins, on peut y distinguer des caractère propres à un ordre donné, tels que, par exemple, la présence de deux cornes frontales chez les Cirripèdes ou d'une carapace bivalve chez les Ostracodes.

Chez les groupes les moins évolués, la suite du développement est souvent relativement simple. Le nauplius subit une série de mues, au cours desquelles sa région postérieure se segmente, puis se différencient de nouveaux somites, ainsi que les appendices. Chez certains, comme chez les Branchiopodes, la forme de l'adulte est acquise progressivement.

Chez d'autres, il y a passage par une étape intermédiaire, par exemple le stade *cypris*, à la fin duquel intervient la fixation chez les Cirripèdes, et le stade *copépodite*, observé aussi bien chez les Copépodes libres que chez les formes parasites très régressées.

Les modalités du développement sont beaucoup plus variées et en général plus complexes chez les Malacostracés. Dans un petit nombre de cas, il existe une phase *nauplius* suivie d'une phase *zoé*, comportant l'une et l'autre plusieurs stades séparés par des mues. Chez les zoés, le corps est divisé en deux, la partie antérieure, plus large, étant recouverte d'une carapace ; la métamérisation et la différenciation des appendices se poursuivent tout au long de cette période.

Au cours d'une dernière phase, souvent considérée comme postlarvaire, encore qu'elle précède la différenciation sexuelle, se réalise la morphologie définitive de l'adulte ; c'est à ce moment que se situe l'abandon de la vie pélagique chez les formes qui vont vivre sur le fond.

Ces trois phases semblent caractéristiques de l'ontogénie des Malacostracés ; néanmoins, elles peuvent se dérouler partiellement ou même totalement à l'intérieur de l'œuf. Le nauplius a une grande importance phylétique, puisqu'il constitue le lien essentiel entre tous les Crustacés, quelles que soient les adaptations et les régressions de l'organisme adulte ; cependant chez les Malacostracés, le plus souvent, il n'existe pas de nauplius libre, mais un stade embryonnaire correspondant, avec les mêmes caractères essentiels. L'éclosion se produit à une période plus tardive du développement, et, chez les Décapodes par exemple, généralement sous la forme d'une zoé.

C. Carré - Jacana

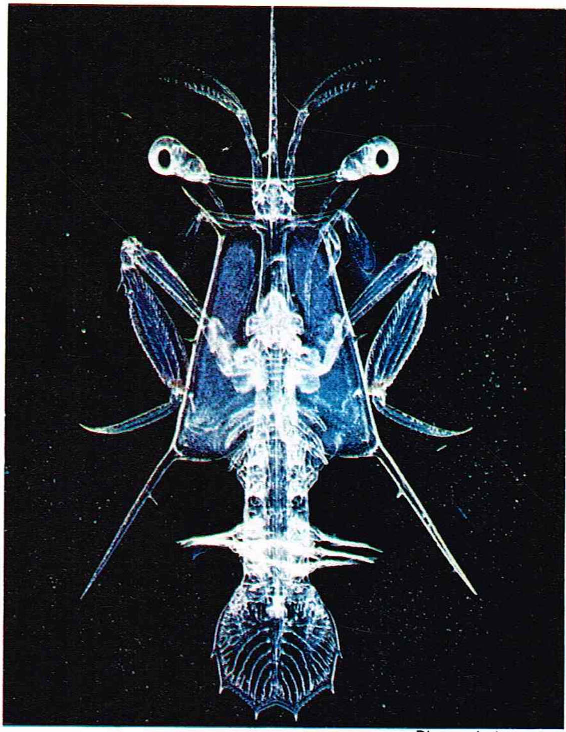
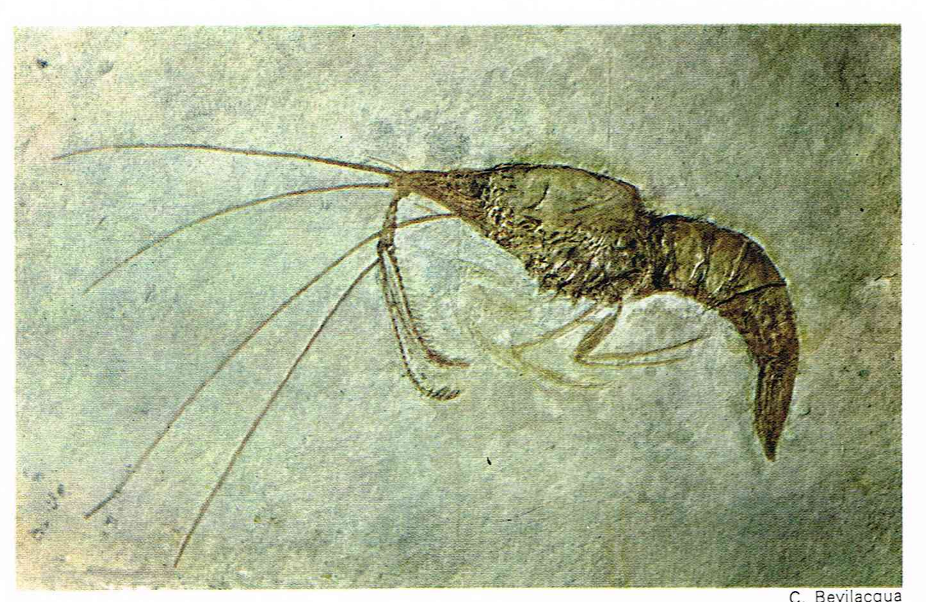


Photo J. Lecomte

◀ ***A gauche, une larve nauplius de Cirripède. A droite, larve pélagique de* Squilla mantis*, commune en Méditerranée.***


C. Bevilacqua

▲ **Aeger insignis,** *petit Crustacé trouvé à l'état fossile dans des terrains datant du Jurassique supérieur.*

A l'inverse des nauplius, les zoés présentent une diversité morphologique extrême, qui se manifeste par des différenciations particulières des appendices, et des structures et ornementations variées des diverses régions de corps. Cela a contraint les carcinologistes à utiliser, pour désigner les différents stades et phases, des termes particuliers suivant les groupes, et entre lesquels les correspondances n'ont pas toujours pu être exactement établies. La même diversité affecte la phase postlarvaire, souvent courte et réduite à un stade désigné par des termes différents : *mégalope* chez les crabes, *puerulus* chez les langoustes, *glaucothoé* chez les pagures.

La phase zoé et même la phase postlarvaire qui lui succède peuvent se dérouler entièrement à l'intérieur de l'œuf, c'est-à-dire pendant la période embryonnaire. C'est ce type de développement qui est la règle chez les Péracarides; ainsi, un jeune Isopode éclôt sous une forme qui ne diffère guère de celle de l'adulte, sauf chez les Gnathiides et les Épicarides, parasites fortement modifiés qui passent par des stades larvaires intermédiaires.

La tendance au raccourcissement de la période larvaire libre se manifeste également chez les Décapodes, qui fournissent de nombreux exemples de développement direct, souvent liés à un habitat ou à un mode de vie spécial; c'est le cas des écrevisses et des crabes Potamonidés, qui vivent dans les eaux douces, et des genres de crabes et de crevettes des grandes profondeurs, ou des régions arctiques ou antarctiques.

Écologie

Les Crustacés sont avant tout des Animaux aquatiques, dont le milieu originel est vraisemblablement l'Océan. En effet, c'est là que vivent les formes les plus nombreuses et les plus variées; on en trouve aussi bien dans les eaux polaires que dans les mers équatoriales, aussi bien sur les grèves qu'aux plus grandes profondeurs explorées par l'homme (une espèce d'Isopode et quatre espèces d'Amphipodes ont été capturées à 10 500 m environ). Les Crustacés sont adaptés à tous les modes de vie que peut offrir le milieu marin. Certains constituent une bonne partie du plancton; d'autres marchent ou rampent sur les fonds de toute nature, creusent des galeries dans la vase et le sable; d'autres encore, tels tous les représentants de la sous-classe des Cirripèdes, mènent une vie fixée, soudés au rocher auquel ils se sont attachés à la fin de leur vie larvaire.

Les Crustacés ont colonisé les eaux continentales, des plus petites mares temporaires aux grands lacs, des sources chaudes aux torrents de montagne. Enfin, ils ont conquis le domaine terrestre, le peuplant en particulier de centaines d'espèces d'Isopodes (les cloportes) qui ont perdu tout contact avec l'eau. Bien d'autres Crustacés, comme le crabe des cocotiers, *Birgus latro,* et les cénobites, apparentés à des formes marines, passent la majeure partie de leur existence sur la terre ferme, ne retournant à la mer qu'au moment de la reproduction.

Origine et évolution

On trouve, dès le Cambrien, à côté de formes primitives dont les affinités avec les Crustacés actuels sont tout à fait incertaines, des fossiles assez proches des Ostracodes. Au Dévonien, toutes les sous-classes connues aujourd'hui étaient sans doute représentées, comme le seront au Carbonifère presque tous les ordres. C'est au Trias que sont apparus les Décapodes, et au Jurassique, les premiers crabes.

Les fossiles fournissent peu d'indications dans la recherche des rapports phylétiques chez les Crustacés. Beaucoup de ceux-ci, à cause de leur petite taille et de la finesse de leurs téguments, ne se fossilisent pas. C'est le cas des Copépodes, groupe important et probablement très ancien, représenté par des milliers d'espèces vivantes, mais dont on ne connaît aucun fossile. Il a existé d'innombrables formes qui n'ont pas laissé davantage de traces.

Pour essayer de comprendre l'évolution des Crustacés, il faut donc recourir, en dehors des documents paléontologiques, qui sont insuffisants, aux données de la morphologie comparée et de l'embryologie des formes actuelles. L'apparition au cours du développement embryonnaire ou larvaire d'une forme à structure générale constante, le nauplius, laisse supposer l'existence d'un lointain ancêtre à corps non segmenté, et qui devait y ressembler. On peut aussi supposer qu'en raison des analogies dans la métamérisation et le système nerveux que présentent les Crustacés les plus primitifs avec les Annélides, il y a eu, dans l'ascendance des Crustacés, un organisme à corps allongé, constitué d'une région céphalique à appendices différenciés et d'une série de segments identiques, portant chacun une paire d'appendices biramés.

Du tronc commun représenté par ce Crustacé hypothétique se seraient détachées plusieurs branches, qui, à leur tour, se seraient ramifiées et auraient abouti aux formes actuelles. Les affinités entre les grands groupes de Crustacés vivants sont toujours discutées, surtout en ce qui concerne les moins évolués, ceux que l'on rangeait naguère parmi les Entomostracés. On s'accorde cependant à reconnaître une origine commune très ancienne aux Crustacés supérieurs, ou Malacostracés, et on considère que les Phyllocarides actuels présentent des caractères proches de ceux de la souche primitive. Les Syncarides, dont la lignée s'est aussi différenciée très précocement, n'ont guère évolué depuis. Les Péracarides sont issus d'un rameau commun dont les caractères se sont en partie maintenus chez les Mysidacés actuels et d'où provient sans doute la lignée des Euphausiacés inconnue à l'état fossile, mais à laquelle se rattache celle des Décapodes.

SYSTÉMATIQUE

Pendant longtemps, la classe des Crustacés a été divisée en deux sous-classes, qui avaient été proposées par Latreille en 1806 : les Entomostracés et les Malacostracés. Cependant, si les progrès de la systématique ont confirmé le caractère homogène du second groupe, il est apparu que le premier recouvrait plusieurs ensembles évolutifs distincts, dont chacun avait, au même titre que les Malacostracés, la valeur d'une sous-classe. La base de la classification actuelle est celle proposée en 1909 par W. T. Calman, qui distinguait cinq sous-classes : *Branchiopodes, Ostracodes, Copépodes, Cirripèdes* et *Malacostracés*. L'élévation au rang de sous-classe des *Branchioures,* jusqu'alors rattachés aux Copépodes, et la découverte, en 1943, des *Mystacocarides* et, en 1955, des *Céphalocarides,* ont porté à huit le nombre des sous-classes généralement reconnues.

Sous-classe des Céphalocarides

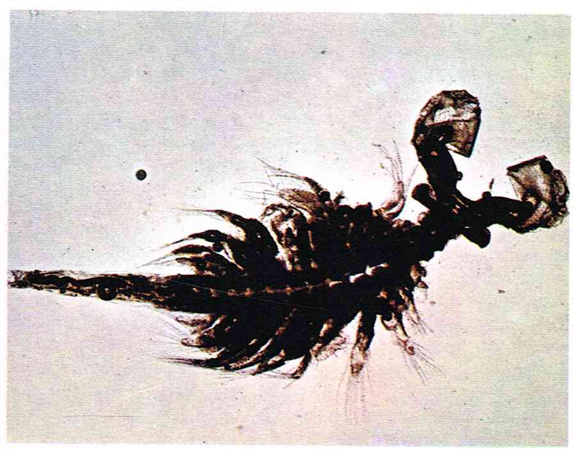
Ces formes très primitives, récemment découvertes, ne sont connues que par quatre espèces, qui ont été recueillies entre 1 m et 300 m de profondeur, au large des côtes des États-Unis et du Japon. Le corps, très allongé, ne dépasse pas 3 mm; la tête, assez large, est suivie de vingt segments d'aspect très voisin, mais dont seuls les neuf premiers sont dotés d'une paire d'appendices, le dernier portant une *furca*.

Summm - Jacana

▲ **Lepidurus apus,** ***de l'ordre des Notostracés sur lesquels on observe l'échancrure postérieure du bouclier, et les deux longs filaments terminaux, les cercopodes.***

Sous-classe des Branchiopodes

Les Branchiopodes sont des Crustacés libres dont le nombre des segments du tronc varie de quelques-uns à soixante. Les antennules sont peu développées. Les yeux sont pairs, mais il subsiste presque toujours un œil nauplien vestigial chez l'adulte. En dehors de ceux de la région céphalique qui sont sensoriels, masticateurs ou locomoteurs, les appendices sont tous semblables ; composés en général de deux rames foliacées, ils ont un rôle natatoire et respiratoire. Les Branchiopodes vivent tous dans les eaux douces, souvent dans les mares temporaires. On trouve également certains Cladocères dans la mer.



C. Bevilacqua

◄ **Artemia salina** ***(Anostracés) est remarquable par le fort développement, chez le mâle, des antennes à fonction préhensile.***

La classification retenue ici distingue quatre ordres de Branchiopodes. Il faut signaler que certains auteurs considèrent les Anostracés comme une sous-classe et rangent les Conchostracés et les Cladocères dans un même ordre.

Ordre des Anostracés

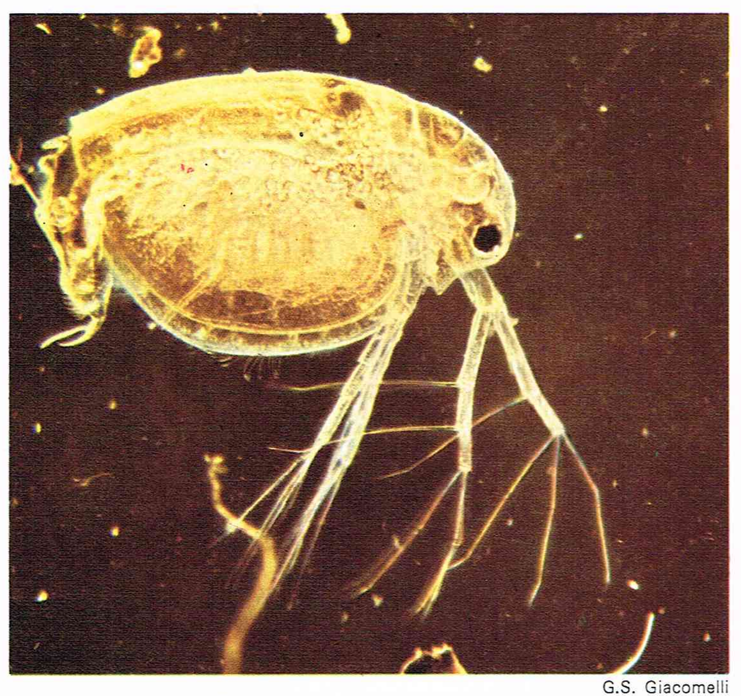
Chez les Anostracés, le corps est allongé et dépourvu de carapace. Les yeux sont pédonculés, et, chez le mâle, les antennes, très développées et d'une structure assez compliquée, ont une fonction préhensile. Les espèces de nos régions, qui vivent dans les mares et les flaques, appartiennent surtout aux genres *Chirocephalus* et *Branchipus ;* elles mesurent de 10 à 25 mm. *Artemia salina,* fréquente dans les marais salants, est remarquable par son polymorphisme, qui est fonction de la salinité, et par sa reproduction souvent parthénogénétique.

Ordre des Notostracés

Les Notostracés sont caractérisés par le large bouclier dorsal qui recouvre la partie antérieure du corps. Le dernier des dix à quinze segments visibles en arrière de l'échancrure postérieure du bouclier est doté de deux longs filaments, les *cercopodes.* On compte de quarante à soixante paires de pattes. Dans nos régions, *Lepidurus productus* et *Triops cancriformis* vivent dans les eaux stagnantes, souvent à côté des Anostracés dont ils se nourrissent.

Ordre des Conchostracés

Les Conchostracés sont dotés d'une carapace bivalve qui recouvre le corps tout entier et présente des stries



G.S. Giacomelli



G. S. Giacomelli

▲ *Les daphnies (ici* **Daphnia obtusa***), communes dans les mares et les eaux douces, se caractérisent par la présence d'yeux coalescents qui ont l'aspect d'un œil unique impair. A droite, une Alona et, au-dessous, trois œufs durables de daphnie, chacun étant à l'intérieur de son enveloppe protectrice, l'éphippium.*

▶ *Page ci-contre, les Ostracodes comme* **Candona candida** *sont des Crustacés en général microscopiques et omnivores. Benthiques, marins ou dulçaquicoles, ils se caractérisent par un corps comprimé dans une carapace bivalve fortement calcifiée.*

d'accroissement. Ils possèdent de dix à vingt-sept paires de pattes, mais nagent surtout à l'aide de leurs antennes, qui sont biramées et très développées. Plusieurs genres, entre autres *Limnadia* et *Estheria*, sont assez communs dans les eaux douces.

Ordre des Cladocères

Les Cladocères ressemblent aux Conchostracés parce qu'ils possèdent aussi une carapace bivalve, mais cette dernière laisse libre la région céphalique. De plus, leur corps n'est composé que d'un petit nombre de segments et ils ne possèdent, au plus, que quatre paires de pattes. Leurs yeux coalescents, qui ont l'aspect d'un œil unique impair, leur ont valu autrefois le nom de « monocles ». Ce sont des Animaux très communs dans les mares.

Les daphnies, ou puces d'eau, qui sont utilisées pour l'alimentation des alevins et des Poissons d'aquarium, sont particulièrement bien connues. Elles présentent un mode de reproduction très intéressant, la *parthénogenèse cyclique*. Bien qu'elles servent de nourriture à de nombreux Animaux, les daphnies pullulent grâce à une multiplication très rapide, assurée par deux modes de reproduction. Pendant l'été, quand les conditions sont favorables, les œufs se développent parthénogénétiquement, c'est-à-dire sans fécondation préalable, dans une poche incubatrice située entre les valves de la carapace. Les embryons sont nourris par une sécrétion dorsale de la mère et éclosent sous forme de minuscules femelles, qui produiront à leur tour d'autres femelles. Lorsqu'il fait plus froid, ou lorsque les conditions chimiques du milieu changent, ou encore lorsqu'une reproduction parthénogénétique intense a entraîné une surpopulation et par conséquent la disette, certains œufs donnent des mâles. Les femelles produisent alors un ou deux œufs beaucoup plus gros, à membrane plus épaisse. A la suite d'un accouplement, ces œufs fécondés passent dans la chambre incubatrice. La partie dorsale de la carapace de la mère s'épaissit, puis se détache au moment de la mue. Les œufs restent à l'intérieur de cette sorte de coque protectrice, qui a la forme d'une petite selle de cheval et a reçu, pour cette raison, le nom d'*éphippium*. Ces œufs sont dits durables, par opposition aux œufs parthénogénétiques qui se développent immédiatement; ils résisteront, éventuellement pendant des années, aux intempéries, à la chaleur ou au gel, à la dessiccation, jusqu'à ce que le retour de conditions favorables permette leur développement.

Les espèces d'eau douce sont souvent planctoniques, comme *Daphnia pulex* et *D. magna*, qui atteignent une taille de 5 mm; *Leptodora kindti* est remarquable par sa carapace réduite à une poche incubatrice dorsale. D'autres, comme *Chydorus sphaericus*, s'attachent aux herbes aquatiques. Les Cladocères qui vivent dans le plancton marin sont abondants et se divisent en un petit nombre de genres, par exemple, les *Podon* et les *Evadne*.

ma
vc
md
an
at
ac
fu

I.G.D.A.

▶ *Représentation schématique d'un Conchostracé mâle* **(Estheria obliqua)** *: ma, muscle adducteur; vc, valve de la carapace; md, mandibule; an, antenne; at, antennule; ac, appendices copulateurs; fu, furca.*

Sous-classe des Ostracodes

Les Ostracodes sont de très petits organismes qui ressemblent quelque peu, à première vue, à des Mollusques bivalves; leur corps est en effet enfermé dans une carapace dont les deux parties sont fortement calcifiées et réunies dorsalement par une charnière. Le tronc est indistinctement segmenté et se termine par une furca. Les antennules sont simples et les antennes en général biramées; les unes et les autres sont sensorielles et locomotrices. Il y a, au plus, trois paires d'appendices thoraciques. Les sexes sont séparés, mais la parthénogenèse est fréquente, et, chez certaines espèces, les mâles sont inconnus.

Les Ostracodes sont très abondants dans la mer et dans les eaux douces. La plupart nagent près du fond à l'aide de leurs longues antennes, mais ils sont également présents dans le plancton. On en a trouvé en montagne, à très haute altitude, dans des mares alimentées par la fonte des neiges. Les géants du groupe, les *Gigantocypris*, vivent en mer, à grande profondeur; leur taille atteint 2 cm, alors que la majorité des autres espèces ne dépasse guère 0,5 mm. Comme ceux des Branchiopodes, les œufs des Ostracodes résistent à la dessiccation et gardent leur vitalité pendant des années.

Sous-classe des Mystacocarides

Ces Crustacés ne mesurent pas plus de 1 mm. Leur corps comprend une région céphalique non totalement soudée au premier segment thoracique, lequel porte les maxillipèdes. Les antennes et les mandibules ont une structure biramée primitive, telle qu'on l'observe chez les nauplius. Les quatre segments thoraciques libres portent des rudiments de pattes. L'abdomen compte cinq segments apodes, un telson et deux bras furcaux.

Les Mystacocarides vivent dans les sables littoraux fins. La première espèce, *Derocheilocaris typicus*, a été découverte en 1943 sur la côte atlantique du continent américain. L'intérêt croissant porté à la faune vivant dans les interstices des sédiments a permis de constater que ces Animaux n'étaient pas particulièrement rares. On a découvert trois autres espèces. Il est remarquable que chacun de ces groupes soit propre à un grand rivage océanique; deux espèces sont atlantiques, vivant l'une à l'ouest, l'autre à l'est; la troisième est connue dans la zone américaine du Pacifique et la quatrième sur le littoral occidental de l'océan Indien.

Sous-classe des Copépodes

Les Copépodes jouent un rôle important dans le cycle biologique des océans et des eaux douces. Ils constituent souvent l'élément dominant dans le plancton, où ils se nourrissent de Végétaux microscopiques avant d'être, à leur tour, dévorés par des Animaux plus grands. Ils sont aussi très nombreux dans le milieu benthique, soit sur le fond même, soit dans les interstices des sédiments. Ils comptent aussi des formes parasites variées, qui vivent sur presque tous les Animaux marins et en premier lieu sur les Poissons. Ces parasites sont souvent extrêmement modifiés; c'est pourquoi aucune définition ne peut s'appliquer à l'ensemble des Copépodes. Cependant, en ce qui concerne les formes libres, l'organisation est, dans ses grandes lignes, celle que l'on peut observer chez un *Calanus*, représentant type du groupe des *Calanoïdes*, très abondants dans le plancton marin.

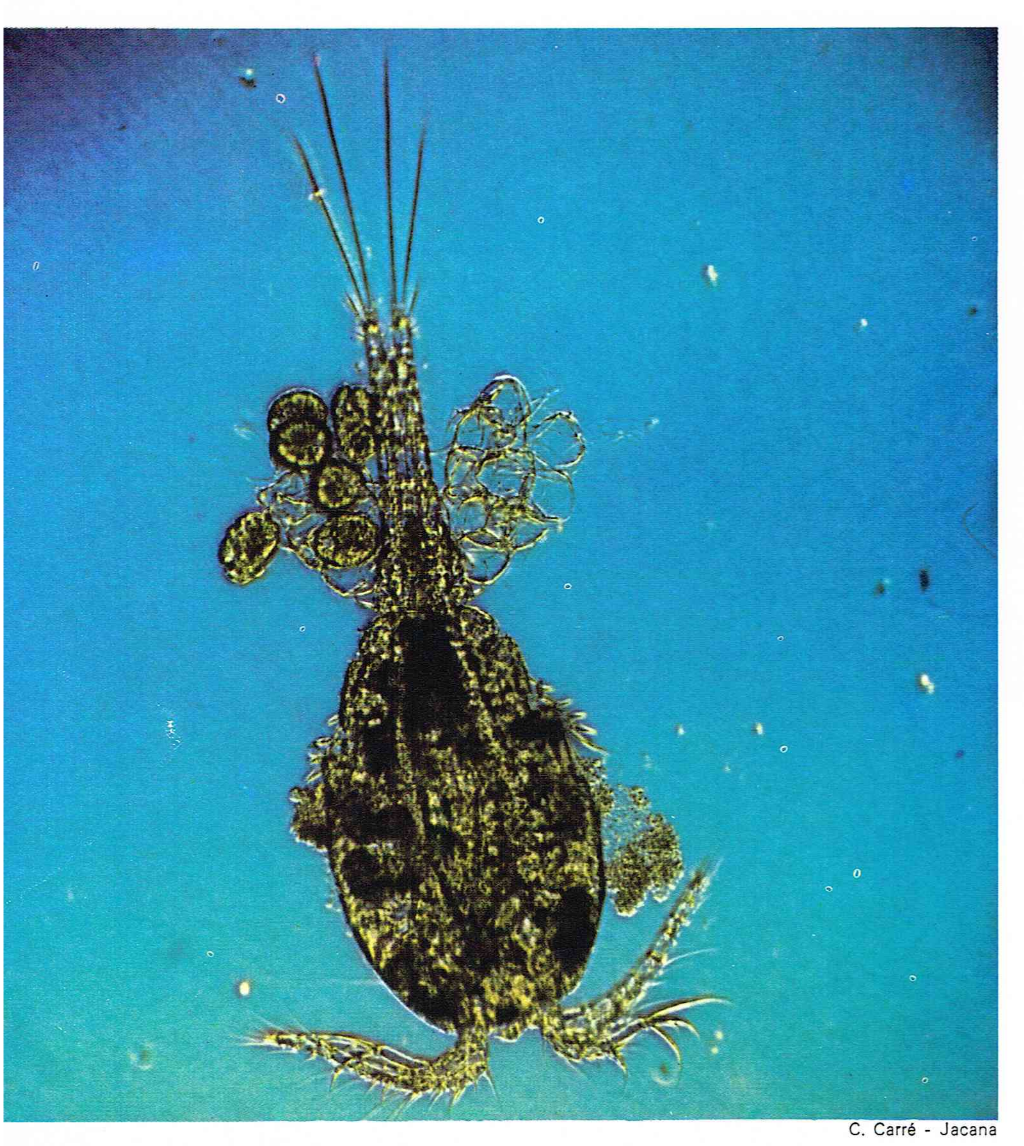
Le corps d'un *Calanus* est divisé en deux parties. La région antérieure, longue et renflée, comprend la tête à laquelle est soudé le premier segment thoracique, les cinq autres étant libres. La région postérieure, plus courte et plus étroite, constitue l'abdomen qui, typiquement, compte cinq segments, dont les deux premiers sont généralement fusionnés chez la femelle. Les antennules, longues et multiarticulées, ont un rôle natatoire. Les antennes sont biramées et courtes. Les autres appendices de la région céphalique sont les mandibules et les maxillules, biramées, les maxilles et les maxillipèdes, uniramés. Chacun des cinq segments thoraciques libres porte une paire de pattes biramées, excepté les dernières qui sont simples, parfois réduites, ou, chez le mâle, modifiées en appendices copulateurs. Il n'y a pas de pattes abdominales, mais, sur le dernier segment, une paire d'appendices non articulés qui forme la furca caudale.

Le tube digestif est simple, sans région bien définie, et dépourvu de diverticules. La circulation est assurée par un cœur pourvu de trois ostioles, situé au niveau des premiers segments thoraciques libres. La chaîne nerveuse est courte, avec des ganglions distincts mais rapprochés. Il n'y a pas d'yeux pairs, mais un œil nauplien complexe. Les sexes sont séparés; il existe deux orifices génitaux chez la femelle, un seul chez le mâle; dans les deux cas, ils sont localisés sur le premier segment abdominal.

Beaucoup de Copépodes planctoniques appartiennent au groupe des *Cyclopoïdes*; ils se distinguent des Calanoïdes par le rétrécissement de la région postérieure du corps, qui se situe non plus en arrière, mais en avant du dernier segment thoracique, lequel paraît ainsi appartenir à l'abdomen. Chez toutes ces formes libres, l'adaptation à la vie pélagique se traduit souvent par le développement de très longues soies plumeuses sur les diverses régions du corps et surtout sur la furca caudale. Les noms de certaines espèces, comme *Calocalanus pavo* (paon) et *Oithona plumifera*, expriment bien ces remarquables caractères. Les Cyclopoïdes sont abondamment représentés dans les eaux douces, avec, en particulier, le genre *Cyclops*, ainsi nommé à cause de son œil unique situé au milieu du front et très apparent.

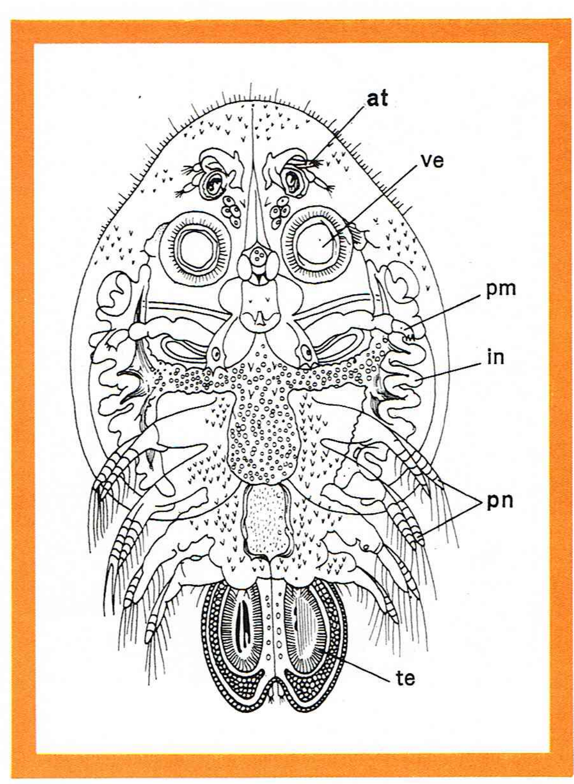


M. Bellieud-Pitch



C. Carré - Jacana

▲ ***Cyclops,*** *ainsi nommé à cause de son œil unique situé au milieu du front, est orné, comme beaucoup de* ***Cyclopoïdes,*** *de très longues soies plumeuses sur tout le corps et particulièrement sur la furca caudale.*



▶ *Coupe longitudinale ventrale d'*Argulus foliaceus, *jeune mâle : at, antennule; ve, mâchoire modifiée en ventouse; pm, patte-mâchoire; in, intestin; pn, pattes natatoires; te, testicule.*

Nous mentionnerons encore un autre groupe, qui compte de nombreuses formes libres marines ou dulçaquicoles, et dont l'habitat est particulier : les *Harpactoïdes*, qui vivent sur le fond de la mer ou dans les interstices mêmes des sédiments. Leur forme est en rapport avec leur mode de vie : ils sont en général allongés, parfois vermiformes, et leurs appendices sont courts.

Les Copépodes parasites ne constituent pas un groupe indépendant mais représentent un ensemble de lignées distinctes, issues de diverses formes libres. Leur parasitisme a entraîné de fortes modifications et souvent des régressions considérables. Certains présentent encore des caractères très apparents de Copépodes. C'est le cas des *Caligidae,* qui vivent fixés comme des ventouses sur la peau des Poissons. Cependant, dans de nombreuses familles, la région céphalique de la femelle est ancrée dans les tissus de l'hôte, et son corps n'est plus qu'un sac aux formes plus ou moins compliquées, sans trace de segmentation, ni d'appendices. Les mâles, beaucoup plus petits et moins modifiés, sont souvent parasites sur la femelle elle-même. *Lerneaenicus spratae* vit généralement fixé à l'œil du sprat, alors que *Lernaea branchialis* s'attache sur les branchies de la morue.

Si déformés soient-ils, ces parasites présentent un caractère commun avec les Copépodes libres : leur développement larvaire est similaire. La première larve est un *nauplius,* auquel succède un *métanauplius,* puis un *copépodite,* qui a l'aspect général d'un Copépode libre. C'est au cours des stades suivants que s'estompent, régressent et disparaissent la métamérie et les appendices.

On observe dans la sous-classe tout entière un autre caractère constant lié à la reproduction : chez les femelles les plus régressées comme chez celles des espèces planctoniques, les œufs sont conservés après la ponte dans un ou plus souvent deux sacs ou cordons appendus à la région génitale.

Sous-classe des Branchioures

Les Branchioures diffèrent des Copépodes par la possession d'yeux pairs en plus de l'œil nauplien, par la localisation des orifices génitaux, situés sur le dernier segment thoracique, par l'absence de sacs ovigères chez la femelle, qui pond sur les plantes aquatiques, et enfin, par leur développement abrégé, la structure à l'éclosion étant voisine de celle de l'adulte.

Le corps des Branchioures est divisé en trois régions. Le céphalothorax, entier, forme dorsalement un large bouclier qui s'étend plus ou moins au-dessus de trois segments thoraciques libres et de l'abdomen indivis, plus ou moins bilobé. Les antennules et les antennes sont très courtes, les mandibules dentées à l'extrémité et les maxillules en forme de stylet. Les maxilles sont transformées en grosses ventouses adhésives et la région buccale en appareil de succion. Il y a quatre paires de pattes natatoires biramées. Le système nerveux est concentré, avec six ganglions ventraux. Les sexes sont séparés. Chez la femelle, l'ovaire est impair et l'oviducte unique; chez le mâle, il y a un testicule dans chacun des deux lobes abdominaux. L'orifice génital, impair dans les deux sexes, s'ouvre entre les bases des dernières pattes thoraciques.

Les Branchioures ne comprennent qu'une famille, celle des *Argulidae*. En Europe, le genre *Argulus* est représenté par une cinquantaine d'espèces, toutes parasites de Poissons marins ou d'eau douce. L'une des plus communes dans nos régions est *A. foliaceus,* le « pou des carpes ». C'est un petit organisme plat, mesurant au plus 8 mm de long, et dont la transparence permet de discerner l'organisation interne. Il nage activement et se fixe momentanément sur une carpe ou sur un autre Cyprinidae, dont il suce le sang, puis erre encore librement, avant de se fixer de nouveau pour s'alimenter.

Les Branchioures sont des Animaux nuisibles; très prolifiques, ils pullulent dans certaines eaux, et on peut parfois en dénombrer des centaines sur un seul Poisson. Ils ont un double effet sur leur hôte : d'une part, ils l'épuisent et peuvent même le faire succomber, surtout s'il s'agit d'un jeune individu, d'autre part, les blessures qu'ils causent forment une porte d'entrée pour des agents pathogènes et sont à l'origine de maladies parasitaires diverses (mycoses, par exemple).

J. Six

Sous-classe des Cirripèdes

Les Cirripèdes, par leur morphologie et leur biologie, occupent une place particulière parmi les autres Crustacés. En effet, ces derniers, hormis les parasites, appartiennent à la faune vagile, qui réunit tous les Animaux capables de se déplacer, que ce soit en nageant, en marchant ou en rampant. Par contre, les Cirripèdes non parasites se soudent précocement à un support solide et restent ainsi fixés jusqu'à leur mort. Très éloignés des autres Crustacés tant par leur mode de vie que par leur aspect, les Cirripèdes ont pendant longtemps été rangés parmi les Mollusques. C'est en 1830 seulement que l'on a pu établir avec certitude leur position zoologique, en découvrant que leur premier stade larvaire était un nauplius typique.

Les Cirripèdes sont des Crustacés marins dont le corps, indistinctement segmenté, est recouvert d'un manteau qui sécrète une carapace rigide. A l'état adulte, ils sont fixés par la région céphalique qui est dépourvue d'yeux pairs et d'antennes. Ils possèdent, au plus, six paires d'appendices thoraciques birames, en forme de *cirres* multiarticulés. La plupart des espèces sont hermaphrodites : les orifices femelles s'ouvrent sur le premier segment thoracique et les orifices mâles en arrière de la dernière paire d'appendices. L'éclosion, nous l'avons dit, se produit au stade *nauplius* et la fixation intervient à la fin d'un stade *cypris* caractérisé par une carapace bivalve et ainsi nommé pour sa ressemblance avec un Ostracode.

Ordre des Thoraciques

Cet ordre très vaste, qui rassemble toutes les formes non parasites de Cirripèdes, comprend deux sous-ordres principaux, les Lépadomorphes et les Balanomorphes.

Sous-ordre des Lépadomorphes

Lepas anatifera peut être pris comme type de Lépadomorphe. C'est un Animal qui se fixe sur des objets flottants, pièces de bois, bouteilles, etc. Il n'est pas rare de rencontrer, échouées sur les plages, des épaves portant une ou plusieurs touffes de ces curieux organismes. Leur aspect explique que l'imagination populaire ait vu, dans ces sortes de coquilles d'où émerge un panache plumeux, les œufs pédonculés de canards sauvages. Leur nom d'anatifes (du latin *anas,* canard) évoque cette croyance.

Un *Lepas* est formé de deux parties, le corps proprement dit, ou *capitulum,* en forme de gland, qui atteint 5 cm de long, et le *pédoncule,* cylindrique, flexible et musculeux, par lequel l'Animal est fixé à son support et qui peut mesurer 50 cm. Le capitulum est protégé par une carapace chitineuse dont les deux valves sont renforcées par des plaques calcaires : deux supérieures, les *terga,* deux inférieures, les *scuta,* et une impaire, la *carène.* En fait, la fixation intervenant par la région céphalique, la carène doit être considérée comme dorsale, les *terga* comme postérieures et les *scuta* comme antérieures. Les antennules subsistent à l'état de rudiments à la base du pédoncule, et les pièces buccales sont réduites. Les six paires d'appendices thoraciques se composent d'un court protopodite et de deux longs filaments multiarticulés, les *cirres ;* ce sont ces derniers qui sortent en panache entre les valves et qui, par des mouvements rythmiques, amènent les proies planctoniques vers la bouche. Le tube digestif consiste en un œsophage étroit, en un court estomac pourvu de diverticules glandulaires et en un long intestin aboutissant à l'anus, qui est dorsal.

Le cœur étant absent, le sang circule dans un système de lacunes, et la respiration s'effectue à travers les téguments. Les principaux éléments du système nerveux sont les deux ganglions cérébraux et les ganglions ventraux d'où partent les nerfs des cirres. Les deux ovaires sont logés dans le pédoncule et les oviductes s'ouvrent à la base de la première paire de cirres. Les testicules, pairs également, s'étendent le long du tube digestif et dans la base des cirres ; les spermiductes s'élargissent en vésicules séminales qui s'unissent pour former un canal éjaculateur logé dans un pénis. La fécondation est le plus souvent croisée, c'est-à-dire que le pénis long et flexible sort entre les valves et va déposer les spermatozoïdes à l'intérieur du manteau d'un individu voisin. Les œufs sont retenus jusqu'à l'éclosion dans des sacs sécrétés par les oviductes.

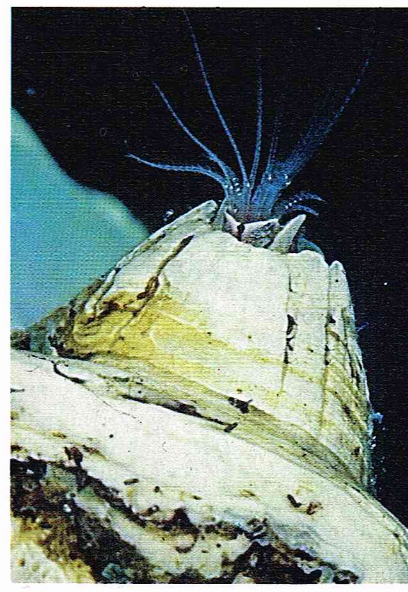
Les autres Lépadomorphes se distinguent des *Lepas* par divers caractères, notamment par les plaques du capitulum qui peuvent être atrophiées ou même absentes, ou, au contraire, subdivisées et nombreuses, comme chez les *Scalpellidae.* A cette importante famille appartiennent *Pollicipes cornucopiae,* le « pouce-pied », qui vit sur les rochers battus du littoral et dont on consomme le pédoncule, ainsi que les nombreuses espèces de *Scalpellum,* très largement distribuées, des côtes jusqu'à 3 000 m de profondeur.

C'est chez les représentants du genre *Scalpellum* que l'on observe des mâles nains, dits mâles complémentaires, qui vivent en parasite à l'intérieur des individus hermaphrodites normaux.

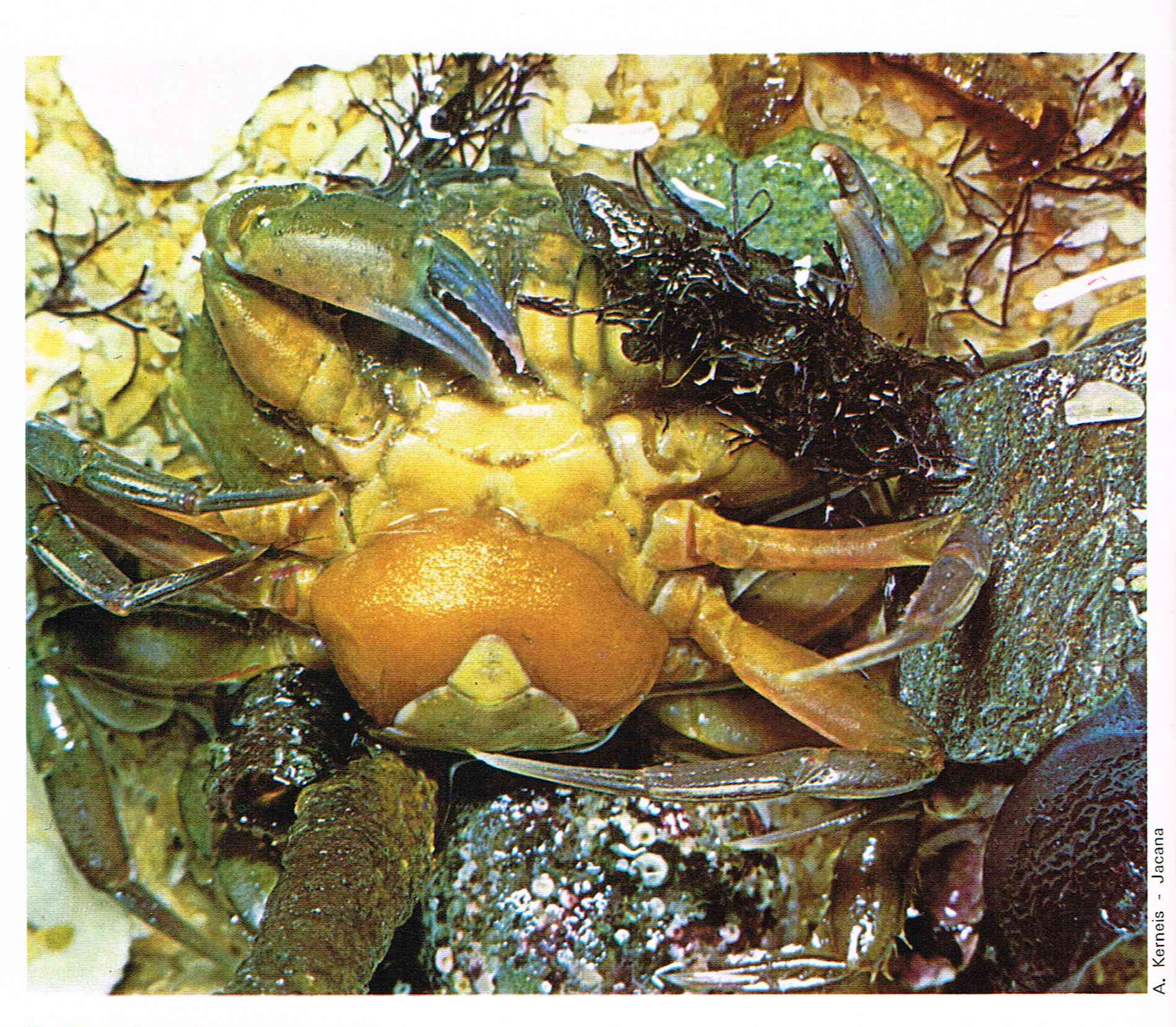
▲ ***Sur cet exemplaire de* Lepas anatifera*, appartenant à la famille des Lépadidés, on observera les cirres émergeant, en panache, des valves de la carapace.***

▼ **Balanus perforatus,** ***espèce abondante sur nos côtes, forme parfois sur les rochers un véritable revêtement.***

J. Six



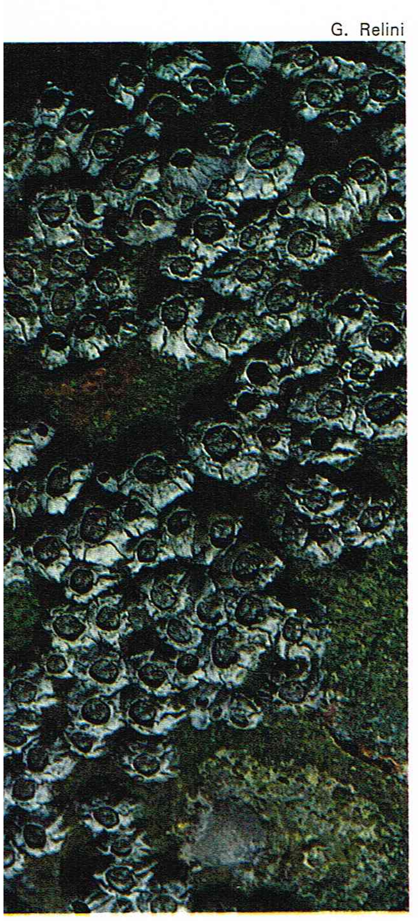
▶ *La plupart des Rhizocéphales infestent presque exclusivement les Crustacés Décapodes. Ici,* Sacculina carcini, *qui se présente comme un sac charnu, jaunâtre, appendu à la face ventrale d'un crabe.*



A. Kerneis - Jacana

▼ *Colonie de* Chthamalus stellatus, *fixés au rocher. Ces Cirripèdes sont très communs sur toutes nos côtes, dans la zone découverte à marée basse.*

G. Relini



Sous-ordre des Balanomorphes

Les Balanomorphes sont observés d'une façon beaucoup plus courante que les Lépadomorphes, puisqu'ils incluent les balanes, si abondantes sur les rochers littoraux, sur lesquels elles forment souvent un revêtement plus ou moins continu. L'absence de pédoncule confère aux Balanomorphes un aspect bien différent de celui des Lépadomorphes. Le capitulum est directement soudé au substrat et son squelette se présente comme un ensemble de pièces fixes formant une sorte de loge tronconique, la *muraille,* qui peut être obturée par des pièces mobiles, homologues des terga et scuta des *Lepas*.

Les balanes sont représentées sur nos côtes par les *Chthamalus stellatus* et par plusieurs *Balanus*. Ces diverses espèces ont des domaines d'extension préférentiels, qui, cependant, se chevauchent largement entre la limite atteinte par la mer au moment des grandes marées et la zone qui reste constamment immergée. Si les balanes de nos régions ne dépassent guère 2 cm de large, on a découvert une espèce de Patagonie, qui atteint une hauteur de 15 cm pour un diamètre de 8 cm. On trouve dans le groupe des Balanomorphes des genres qui se fixent sur la carapace ou sur la peau d'Animaux vivants, comme les *Chelonobia,* qui vivent sur les tortues, et les *Coronula,* dont la taille dépasse 5 cm de diamètre, et qui sont fréquents sur les baleines.

Ordre des Rhizocéphales

L'adaptation au parasitisme est poussée à la perfection chez les Rhizocéphales. En effet, leur organisation se réduit à un ou plusieurs sacs contenant une masse viscérale et des glandes génitales, et à un système radiculaire s'étendant à l'intérieur du corps de l'hôte et en extrayant directement les sucs nourriciers. Il n'y a ni segmentation, ni appendices, ni tube digestif. Les Rhizocéphales infestent presque exclusivement les Crustacés Décapodes. De nombreux genres et espèces ont été décrits; ils se distinguent par le nombre, la forme et l'implantation des sacs, mais surtout par des détails de structure, que seule une étude histologique permet de discerner.

L'un des Rhizocéphales les plus anciennement connus est la sacculine, qui infeste souvent *Carcinus maenas,* le plus commun des crabes de nos régions. Ce parasite se présente comme un sac charnu jaunâtre, appendu à la face ventrale du crabe; lorsqu'il est bien développé, il maintient l'abdomen écarté du céphalothorax; un court pédoncule le rattache à son hôte, à l'intérieur duquel s'étend, jusqu'à l'extrémité des appendices, le réseau ramifié par lequel le parasite se nourrit. Lorsque les glandes génitales sont arrivées à maturité et après autofécondation, les œufs sont incubés à l'intérieur du manteau. A l'éclosion, la larve se présente comme un nauplius, doté des cornes frontales caractéristiques des Cirripèdes, mais sans tube digestif. Après plusieurs mues, la larve parvient au stade cypris; toujours dépourvue de tube digestif, elle mène alors, pendant plusieurs jours, une vie libre dans le plancton. C'est alors que, au lieu de se fixer sur un rocher ou sur un objet flottant comme les autres Cirripèdes, elle s'attache par une antennule à la carapace d'un crabe, à la base d'un poil. A partir de ce moment, la cypris se transforme rapidement en une masse cellulaire ovoïde qui s'entoure d'une nouvelle cuticule, la carapace et les appendices larvaires étant rejetés. Un tube interne, sorte d'aiguille creuse, se forme et s'engage dans l'antennule. C'est par ce tube jouant le rôle d'un trocart que la masse cellulaire s'injecte littéralement à l'intérieur du crabe. Pendant une longue période, évaluée à vingt mois, alors que le crabe poursuit sa croissance, elle va effectuer une lente migration qui la conduit finalement dans l'abdomen. Là, se différencient les organes définitifs de la sacculine, en même temps que se développe son système radiculaire. Au contact du parasite, les tissus du crabe se nécrosent localement et, finalement, cèdent. La sacculine devient alors externe, s'accroît rapidement et prend l'aspect décrit plus haut. Le mode de développement des autres Rhizocéphales ressemble à celui

de la sacculine. Cependant, il peut arriver que chez certains genres le parasite interne produise, non pas un, mais plusieurs sacs externes, comme chez *Peltogaster paguri,* qui vit sur les pagures, et chez les *Thompsonia,* qui infestent les crevettes.

La présence d'un Rhizocéphale modifie profondément le métabolisme de l'hôte, ralentit sa croissance et, surtout, provoque l'atrophie des glandes génitales. La castration parasitaire se manifeste de façon spectaculaire par l'apparition chez les crabes mâles parasités de caractères sexuels secondaires femelles, alors que les femelles adultes reprennent l'aspect de femelles immatures.

Sous-classe des Malacostracés

Les Malacostracés rassemblent plus des deux tiers des espèces de Crustacés actuels qui sont connus. La complexité et le degré de perfection de leur organisation expliquent qu'on les appelle souvent les Crustacés supérieurs. Ils sont très anciennement connus des hommes puisqu'ils comprennent tous les Crustacés de grande taille et presque tous ceux que l'on mange : homards, langoustes, crabes, crevettes, etc. Les Malacostracés présentent, nous le verrons, une grande diversité et se rattachent à des types morphologiques très variés. Une série de caractères fondamentaux communs en font cependant un groupe homogène.

Le corps, composé de dix-neuf segments, est divisé en trois régions ; la tête comprend cinq segments, le thorax, ou *péréion,* huit, l'abdomen, ou *pléon,* six, ainsi qu'une pièce terminale, ou *telson.* Il existe normalement des yeux pairs composés et chaque segment porte typiquement une paire d'appendices. Les orifices génitaux s'ouvrent toujours sur le sixième segment thoracique chez la femelle et sur le huitième chez le mâle. Les antennules ont le plus souvent deux flagelles et les antennes sont biramées avec un exopodite généralement en forme d'écaille. Les mandibules ont une région masticatrice divisée en une partie antérieure coupante et une partie postérieure broyeuse. Les pattes thoraciques et abdominales sont biramées.

Super-ordre des Phyllocarides

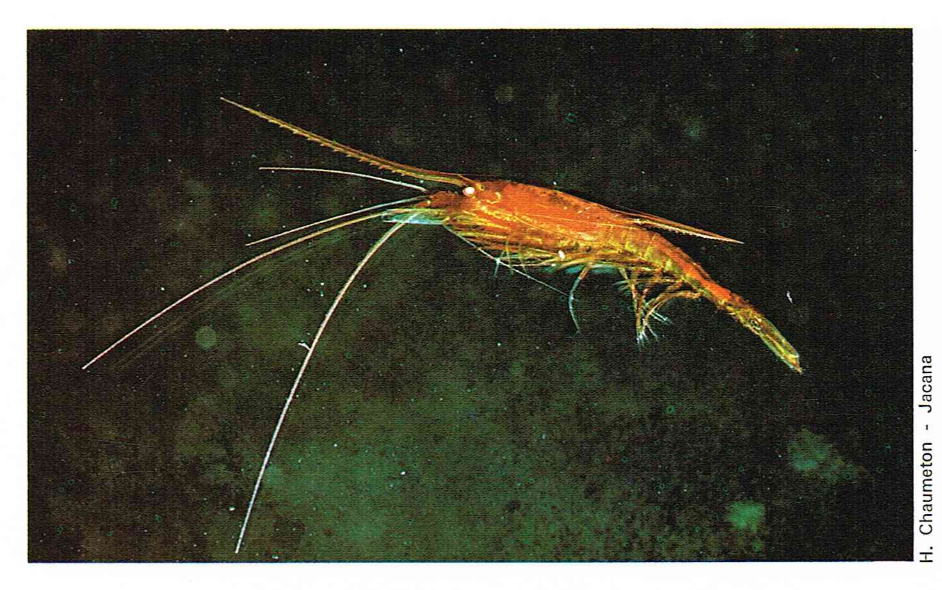
Le super-ordre des Phyllocarides, qui ne comprend que le seul ordre des *Leptostracés (Leptostraca),* comprend les formes les plus primitives de la sous-classe. Ce sont en effet les seuls Malacostracés à carapace bivalve ; leurs péréiopodes sont foliacés comme les appendices des Branchiopodes et leur abdomen compte un segment supplémentaire, qui porte une *furca.* Le nombre des segments est ainsi de vingt au lieu de dix-neuf. Ce sont cependant de vrais Malacostracés par le nombre des appendices, par la position des orifices génitaux et par l'anatomie interne.

Groupe florissant au Primaire, où certaines formes avaient plus de 60 cm de longueur, et au début du Secondaire, les Phyllocarides ne sont plus représentés actuellement que par une dizaine d'espèces, toutes marines, dont la plus grande ne dépasse pas 4 cm de long. *Nebalia bipes,* qui mesure 10 mm au plus, est commune dans nos régions, en eau très peu profonde ; elle se nourrit de substances animales et végétales en décomposition.

Super-ordre des Syncarides

Les Syncarides sont de petits Crustacés sans carapace, dont la tête est unie au premier segment thoracique ou en est séparée par un sillon. On divise ce super-ordre en deux ordres principaux. Le premier est formé par un très petit nombre d'espèces, localisées dans les eaux douces d'Australie et de Tasmanie : ce sont les *Anaspidacés,* dont la première espèce décrite, *Anaspides tasmaniae,* avait d'abord été rattachée à des groupes plus évolués.

Le second ordre est constitué par les *Bathynellacés,* qui sont caractérisés par la régression des yeux et des pléopodes. L'essor de la spéléologie a permis de découvrir qu'ils vivaient surtout dans les eaux douces souterraines : une cinquantaine d'espèces ont été décrites au cours des dernières décennies.



H. Chaumeton - Jacana

▲ ***Les Mysidacés sont en général de petite taille ; cependant certains comme* Gnathophausia zoea *ont une carapace prolongée par un rostre très développé et une longue épine postérieure, qui peuvent atteindre ensemble 20 cm de long.***

Super-ordre des Péracarides

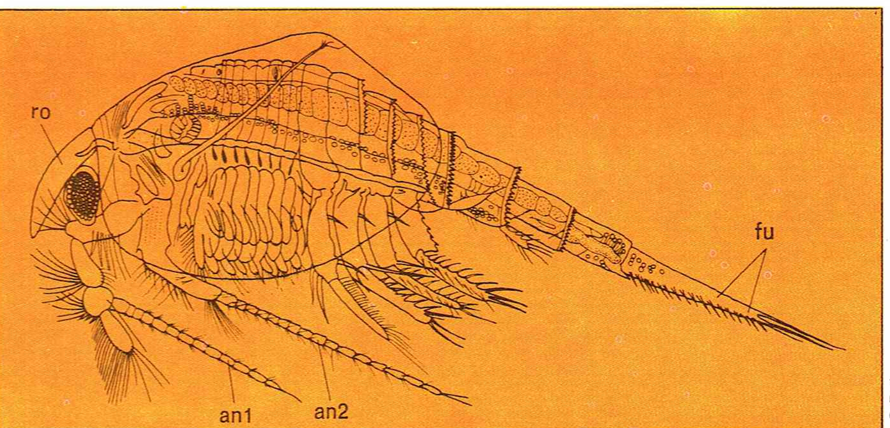
Les Péracarides présentent une extraordinaire diversité d'aspect : présence ou absence de carapace, possession d'yeux sessiles ou pédonculés, dimensions de l'abdomen variables, et multiples adaptations à des milieux différents. Cependant, ils sont unis par plusieurs caractères communs : le premier segment thoracique au moins est soudé à la tête, mais il y a toujours quatre segments thoraciques libres, et la femelle est toujours pourvue de lamelles annexées aux péréiopodes, les *oostégites,* qui forment une *cavité incubatrice* où se développent les œufs.

Ordre des Mysidacés

Les Mysidacés sont les seuls Péracarides qui présentent un *faciès caridien,* c'est-à-dire qu'ils ont l'aspect de crevettes. La carapace protège une grande partie du thorax mais n'est soudée qu'aux trois premiers segments au plus ; les yeux sont pédonculés ; l'un des deux flagelles de l'antennule est très long ; les pattes thoraciques sont biramées et la première paire est toujours transformée en patte-mâchoire ; les pléopodes sont biramés ou manquent ; enfin, les uropodes et le telson forment un éventail caudal.

Les Mysidacés sont en général de petite taille (10 à 30 mm) ; pélagiques, on les trouve dans la plupart des mers, et, comme les Copépodes et les Euphausiacés, ils servent de nourriture aux Animaux de plus grande taille. Certaines espèces sont strictement bathypélagiques ; ainsi, au-delà de 1 000 m de profondeur, vivent les *Gnathophausia,* au corps d'un rouge intense et dont la carapace est prolongée par un rostre très développé et une longue épine postérieure, l'ensemble de ces deux dernières parties atteignant 20 cm de long. Certaines formes se rencontrent dans les lacs et d'autres, enfin, sont confinées dans les eaux souterraines.

▼ ***Représentation schématique d'un Leptostracé,* Nebalia bipes *: ro, rostre ; an1, an2, antennules ; fu, furca.***



I.G.D.A.


J. Forest

▲ *Côte à côte, deux Isopodes : à droite, un Cloporte du genre* Porcellio, *d'une taille habituelle (15 mm environ) ; à gauche, le monstrueux* Bathynomus giganteus, *forme des mers profondes, le plus grand des Crustacés en dehors des Décapodes, puisqu'il peut mesurer plus de 30 cm de long.*

Ordre des Cumacés

Les Cumacés ont un mode de vie totalement différent de celui des Mysidacés. Ce sont avant tout des Animaux fouisseurs, et leur aspect, dans l'ensemble assez uniforme, est très particulier. La carapace couvre seulement trois ou quatre segments thoraciques ; l'abdomen, long et grêle, se recourbe souvent du côté dorsal, et son aspect évoque ainsi quelque peu la queue d'un scorpion, d'où le nom de *Cuma scorpioides* donné à l'espèce la plus anciennement connue. Les yeux sessiles sont soudés en un seul organe médian. Les trois premières paires d'appendices thoraciques sont modifiées en pattes-mâchoires. Les deux suivantes sont préhensiles, les trois dernières fouisseuses. Les pléopodes manquent toujours chez la femelle. Les deux sexes diffèrent également par le développement des antennes, qui sont rudimentaires chez la femelle, mais aussi longues que le corps chez le mâle.

Les Cumacés, dont on connaît sept cents espèces, se rencontrent dans toutes les mers, où ils vivent dans le sable ou la vase et effectuent, la nuit, des migrations jusqu'à la surface. Ils ont été signalés jusqu'à 8 000 m de profondeur. La plupart mesurent quelques millimètres de long, mais quelques espèces, en particulier dans la zone abyssale, ont une taille de plus de 30 mm.

Ordre des Tanaidacés

Cet ordre comprend des Animaux exclusivement marins et de petite taille (1 à 26 mm). Ils possèdent une courte carapace qui recouvre la tête et les deux premiers segments thoraciques fusionnés. Les premiers appendices thoraciques sont des pattes-mâchoires et les seconds de robustes pinces qui rappellent celles de certains Décapodes. Les suivants, tous semblables et dépourvus d'exopodite, sont locomoteurs. Les pléopodes sont biramés, et les uropodes, grêles, ne forment pas un éventail caudal avec le telson, qui est soudé au dernier segment de l'abdomen.

Les Tanaidacés vivent dans la vase, à l'intérieur de galeries cimentées par la sécrétion de glandes spéciales. On les rencontre de la zone littorale jusqu'aux fosses océaniques profondes, où habitent les géants du groupe.

Ordre des Isopodes

Les Isopodes occupent une place prépondérante parmi les Péracarides, aussi bien par le nombre des espèces qu'ils regroupent que par leur diversité morphologique et écologique : ils sont abondamment représentés à la fois dans les mers, dans les eaux douces et sur la terre ferme ; on observe également chez eux tous les degrés du parasitisme.

Les Isopodes libres n'ont pas de carapace ; le premier segment thoracique est soudé à la tête ; les segments de l'abdomen sont souvent plus ou moins fusionnés et le telson est rarement articulé. Les yeux sont sessiles, les antennules en général petites et uniramées, alors que les antennes, longues et assez fortes, peuvent porter un rudiment d'exopodite. Les premières pattes thoraciques sont des pattes-mâchoires ; les suivantes, toutes semblables et terminées par une griffe, sont ambulatoires. Les pléopodes, typiquement biramés et lamellaires, ont des fonctions natatoire et respiratoire. Chez les formes terrestres, les exopodites sont pourvus de pseudotrachées. Chez le mâle, la seconde paire est modifiée en organe copulateur (c'est parfois également le cas de la première). Les sexes sont séparés et, au moment de l'éclosion, les jeunes ressemblent déjà beaucoup aux adultes.

L'organisation des Isopodes parasites est extrêmement diversifiée. Certains, parasites temporaires, diffèrent peu des formes libres apparentées. D'autres, au contraire, sont profondément marqués par le parasitisme et diffèrent profondément des autres Isopodes par leur morphologie, comme par leur physiologie. Les Isopodes sont actuellement divisés en plusieurs sous-ordres, dont nous mentionnerons les principaux.

Sous-ordre des Asellotes

Les Asellotes *(Asellota)* possèdent un bouclier caudal formé par la fusion de l'abdomen et du telson. Ils vivent en mer ou dans les eaux douces, où l'on rencontre notamment les diverses espèces du genre *Asellus*.

Sous-ordre des Valvifères

Les Valvifères *(Valvifera)* doivent leur nom à une particularité de structure : les uropodes, très développés et repliés sous l'abdomen, forment des sortes de volets qui protègent les pléopodes. La plupart sont marins, comme les idothées, communes en eau peu profonde, parmi les Algues.

Sous-ordre des Flabellifères

Les Flabellifères *(Flabellifera)*, aux uropodes en palettes natatoires, comprennent des formes libres et des formes parasites. Parmi les premières, il faut signaler les *Sphaeroma*, nombreuses dans la zone des marées, sous les

pierres, qui se roulent en boule quand elles sont menacées, et les *Bathynomus,* dont une espèce d'eau profonde, *B. giganteus,* dépasse 30 cm de long, et mérite ainsi le titre de géant des Péracarides. De nombreux Flabellifères sont parasites; les anilocres *(Anilocra physodes)* se fixent, à l'état adulte, sur le dos de Poissons. Une famille de parasites, celle des Gnathiidés, est remarquable par ses singularités morphologiques et biologiques : mâles, femelles et larves sont très dissemblables et ont pendant longtemps été considérés comme appartenant à des espèces tout à fait distinctes; les larves parasitent des Poissons, se gorgent de leur sang, puis abandonnent leur hôte, gagnent le fond et deviennent des adultes qui vivent dans la vase et ne s'alimentent plus.

Sous-ordre des Oniscoïdes

Excepté quelques formes amphibies, les Oniscoïdes *(Oniscoidea)* sont essentiellement des Animaux terrestres. Les jeunes, comme les adultes, ont une respiration aérienne, et le cycle vital se déroule entièrement sur la terre ferme. A l'inverse des Isopodes aquatiques libres, les Oniscoïdes ont un abdomen dont les segments ne sont pas fusionnés. Leur respiration est assurée par la surface des uropodes et surtout par des pseudo-trachées situées dans les exopodites des pléopodes et appelées, à cause de leur aspect, « corps blancs ». Les Oniscoïdes, bien connus sous le nom de cloportes, sont très communs dans les lieux sombres et humides, au voisinage ou même à l'intérieur des habitations. Ils sont répandus sur toute la terre et forment un groupe nombreux. Signalons qu'en France plus de cent cinquante espèces, appartenant à plus de cinquante genres, ont été dénombrées.

Sous-ordre des Épicarides

Le sous-ordre des Épicarides *(Epicarida)* inclut de nombreuses formes parasites profondément modifiées, dont les femelles, souvent, ne présentent plus ni segmentation, ni appendices. Ces Animaux sont fixés sur le corps de leur hôte, ou dans sa chambre branchiale, ou encore, logés dans sa cavité générale; chacune des nombreuses familles qui constituent ce sous-ordre est en général inféodée à un groupe déterminé de Crustacés. On distingue, selon le mode de reproduction, deux grands ensembles d'Épicarides. Chez les *Cryptonisciens,* la larve devient sexuellement mûre sous la forme d'un mâle qui s'accouple à une femelle, puis se transforme en femelle en changeant de forme et en grossissant considérablement. Chez les *Bopyriens,* les sexes sont séparés. Les larves donnent soit des mâles, soit des femelles. Ces dernières atteignent une taille assez grande et sont fortement déformées, alors que les mâles, minuscules, conservent l'aspect d'Isopodes typiques. Parmi les Bopyriens, on trouve un exemple d'Isopode parasite très facile à observer, *Bopyrus squillarum,* dont la femelle provoque une forte déformation d'un des côtés de la carapace de la crevette rose, et dont le mâle, dix fois plus petit, est accroché à l'abdomen de la femelle.

Ordre des Amphipodes

Les Amphipodes se rapprochent des Isopodes par l'absence de carapace, par la fusion d'un seul segment thoracique avec la tête, par la transformation de la première paire de pattes thoraciques en pattes-mâchoires, et par la possession d'yeux pairs sessiles. Un caractère d'observation facile permet en général de distinguer les représentants des deux ordres : le corps des Isopodes est déprimé dorso-ventralement, alors que celui des Amphipodes est comprimé latéralement. En outre, chez les Amphipodes, les deuxième et troisième paires de pattes thoraciques sont fortement développées, et préhensiles. Ajoutons encore, toujours au sujet des pattes thoraciques, que les trois dernières paires sont dirigées vers l'arrière, alors que les précédentes sont orientées vers l'avant. On observe une différence de spécialisation dans les pléopodes : les trois premiers sont nageurs, les trois derniers sont souvent modifiés pour le saut et se ressemblent beaucoup; on les désigne sous le nom d'*uropodes,* alors que dans les autres ordres, ce terme ne s'applique qu'à la dernière paire. Les sexes sont séparés et le développement est en général abrégé, comme chez les Isopodes libres.

Les Amphipodes sont divisés en trois sous-ordres d'importance inégale.

Sous-ordre des Gammarides

Les Gammarides, de loin les plus nombreux, ont un type morphologique assez homogène, présentant les caractères généraux mentionnés plus haut. Leur taille varie en général de 2 à 20 mm, mais certaines formes géantes dépassent 10 cm. Ils comprennent plusieurs milliers d'espèces qui peuplent les mers, rampant ou nageant à proximité du fond. C'est dans toute la zone littorale qu'ils sont le plus abondants et le plus diversifiés, mais on les rencontre jusque dans les abysses : plusieurs espèces ont été capturées, en même temps que des Isopodes, par 10 500 m de profondeur. Certains vivent sur le sable des plages, sautant parmi les paquets d'Algues amenés par la mer : ce sont les *Talitrus* et les *Orchestia,* ou « puces de mer ». Le groupe est bien représenté dans les eaux douces où prédomine le genre *Gammarus,* qui est également marin. Les *Niphargus,* formes aveugles, sont communs dans les eaux souterraines.

Sous-ordre des Hypériides

Les Hypériides, adaptés à la vie pélagique, s'écartent beaucoup des Gammarides par leur aspect : leur corps, souvent translucide, est globuleux, comme chez les *Hyperia,* ou allongé en bâtonnet, comme chez les *Oxycephalus.* Leurs yeux sont presque toujours très gros, occupant souvent toute la tête. Ils vivent dans le plancton ou en commensaux, à l'intérieur d'organismes tels que les méduses ou les salpes.

Sous-ordre des Caprellidae

Les représentants du sous-ordre des Caprellidae ont perdu toute faculté de nager. Ils ont un corps grêle et filiforme, de longues antennules, un abdomen réduit à un moignon. Ils se déplacent parmi les Algues, à la manière des chenilles arpenteuses. C'est dans ce groupe qu'on trouve la seule famille d'Amphipodes adaptée au parasitisme, celle des Cyamidés, connus sous le nom évocateur de « poux des baleines ».



S.G. Giacomelli



A. Margiocco

◀ *A gauche, un Isopode terrestre très commun, l'Oniscoïde* Oniscus sp., *bien connu sous le nom de cloporte; à droite, deux Amphipodes du genre* Gammarus *qui prédomine en eaux douces, mais est également marin.*



▶ *Détail des pinces ravisseuses de* **Squilla mantis.** *La partie préhensile de ces pinces, armée d'épines, accuse une forme qui rappelle celle des pattes antérieures d'une mante religieuse.*

A. Margiocco

Super-ordre des Hoplocarides

Les Hoplocarides comprennent un seul ordre, les *Stomatopodes (Stomatopoda),* qui, en raison de la grande homogénéité de leur organisation, peuvent être désignés sous le nom collectif de squilles. Les squilles présentent des traits morphologiques très particuliers, par rapport à ceux des autres Malacostracés. La région antérieure du corps comprend en avant de la carapace deux segments libres portant, l'un les yeux, l'autre les antennules. Les quatre derniers segments thoraciques sont libres et sont suivis des segments abdominaux, qui présentent une ornementation dorsale similaire. Les cinq premières paires de pattes thoraciques n'ont pas d'exopodite et sont préhensiles. Les appendices de la seconde paire sont remarquablement développés et leur aspect évoque celui des pinces de la mante religieuse. Ce sont des pinces ravisseuses dont la partie préhensile est constituée par un dactyle acéré, armé de longues épines, qui se rabat dans une rainure de l'article précédent comme la lame d'un canif. Les trois dernières paires de pattes thoraciques sont biramées, ainsi que les pléopodes. Les uropodes forment un éventail caudal avec le telson, qui est souvent orné de carènes et d'épines.

Le processus d'incubation des œufs est original : ces derniers sont pondus par milliers, enrobés dans une sécrétion visqueuse, et rassemblés en une boule que la femelle maintient entre ses pattes ravisseuses jusqu'à l'éclosion. Les larves sont pélagiques, à la différence des adultes, qui vivent dans des galeries creusées dans la vase.

On connaît plus de deux cents espèces d'Hoplocarides, toutes marines, dont l'une, *Squilla mantis,* commune en Méditerranée, et qui atteint 20 cm de long, est considérée comme un excellent aliment.



A. Margiocco

▲ **Squilla mantis,** *Hoplocaride commun en Méditerranée, est considéré comme un excellent aliment.*

Super-ordre des Eucarides

Les Eucarides sont les plus évolués des Malacostracés. Leur carapace est soudée à tous les segments du thorax, qui se trouvent ainsi unis, dorsalement au moins, en un céphalothorax. Ils forment également un groupe homogène qui se distingue par la possession d'yeux pédonculés et par l'absence d'oostégites chez les femelles.

Les Eucarides comprennent deux groupes très inégaux, les *Euphausiacés,* à type morphologique uniforme, et qui comprennent un faible nombre d'espèces, et les *Décapodes,* extrêmement diversifiés dans leur morphologie et leur biologie, et qui rassemblent le tiers de toutes les espèces de Crustacés connus.

Ordre des Euphausiacés

A première vue, les Euphausiacés ressemblent aux Mysidacés, à côté desquels on les rangeait, autrefois, dans le groupe des Schizopodes. Les uns et les autres ont une carapace recouvrant tout le thorax et des appendices thoraciques biramés, mais les Mysidacés sont beaucoup plus primitifs. Les Euphausiacés rappellent aussi les Décapodes Natantia, c'est-à-dire les crevettes, mais en diffèrent par une particularité : les premières paires de pattes thoraciques ne sont jamais transformées en pattes-mâchoires. En outre, presque tous présentent une particularité exceptionnelle chez les crevettes : ils sont pourvus d'organes lumineux, ou *photophores,* dont la position sur le corps et les appendices est variable suivant les espèces. Les sexes sont séparés et les œufs sont immédiatement libérés après la ponte ou incubés par la femelle dans un ovisac fixé entre les appendices thoraciques de la sixième paire. Le développement larvaire comprend d'abord un nauplius, puis une longue série de stades planctoniques.

Les Euphausiacés sont essentiellement des Animaux marins pélagiques ou bathypélagiques. Ils forment des essaims innombrables, qui, la nuit, contribuent largement à la phosphorescence de la mer, grâce à leurs photophores. Ils jouent un rôle important dans le cycle biologique des océans, car ils se nourrissent de Végétaux microscopiques ou de minuscules proies animales, et sont, à leur tour, dévorés par de grands Animaux comme les Cétacés. Ainsi, l'estomac d'une baleine de taille moyenne peut contenir plusieurs tonnes de *Meganyctiphanes norvegica,* espèce qui ne dépasse pas 40 mm de long. S'ils constituent une masse énorme de matière vivante et s'ils se rencontrent dans toutes les mers, les Euphausiacés ne comptent cependant qu'un petit nombre d'espèces, une centaine au total.

Ordre des Décapodes

Il y a de multiples raisons pour accorder un intérêt particulier aux Décapodes. Ils présentent, non seulement le degré le plus élevé d'organisation observé chez les Crustacés, mais aussi une diversité morphologique extrême. Cette dernière caractéristique est le fruit d'adaptations aux milieux et aux modes de vie les plus variés; le nombre d'espèces connues est considérable (au moins dix mille). De plus, ils sont, dans l'ensemble, beaucoup plus grands que les représentants des autres ordres et comprennent la plupart des Crustacés comestibles, jouant ainsi un rôle important dans l'alimentation humaine.

Dans les premières pages que nous avons consacrées aux Crustacés, nous avons exposé les grandes lignes de l'organisation de cette classe, en prenant comme modèle un Décapode évolué, tel que le homard, la langoustine ou l'écrevisse. Résumons brièvement les traits fondamentaux de ces Crustacés, qui sont des Décapodes typiques : la carapace couvre et unit la tête et le thorax; les trois premières paires d'appendices thoraciques sont transformées en pattes-mâchoires; les cinq dernières sont préhensiles ou locomotrices (caractère qui explique le nom attribué à cet ordre); l'abdomen est constitué de six segments articulés portant chacun une paire de pléopodes, dont la dernière, lamellaire et désignée sous le nom spécial d'*uropodes,* forme avec le telson un large éventail caudal.

Chez la plupart des Décapodes, la respiration est assurée par un appareil branchial logé de part et d'autre du thorax, dans deux chambres symétriques formées par des extensions de la carapace, les *branchiostégites.* Il existe trois séries de branchies, annexées à un nombre variable d'appendices thoraciques, et insérées sur la coxa (podobranchies), sur l'articulation avec le tronc (arthrobranchies), et sur le tronc lui-même (pleurobranchies).

Les sexes sont en général séparés; cependant, il existe quelques espèces hermaphrodites. Le processus de reproduction comprend fréquemment une copulation au cours de laquelle le mâle dépose ses spermatophores au voisinage ou à l'intérieur des voies génitales de la femelle, grâce à ses deux premières paires de pléopodes, modifiés en *gonopodes.* Le fonctionnement de cet appareil copulateur a été décrit plus haut, dans la partie consacrée à la reproduction chez les Crustacés. Les œufs sont incubés par la femelle, accrochés à ses pléopodes, et, le plus souvent, l'éclosion se produit au stade *zoé,* plus rarement à un stade plus avancé ou même, quelquefois, sous une forme proche de celle de l'adulte. Il existe pourtant un groupe, celui des Pénéides, où les œufs sont libérés dès leur émission, et la première forme larvaire est un nauplius, comme chez les Crustacés les plus primitifs.

On rencontre, chez les Décapodes, les modes de vie les plus variés. Ils sont avant tout marins, soit benthiques,

C. Carré - Jacana

soit pélagiques ; néanmoins, les formes d'eau douce sont nombreuses, et il existe quelques groupes qui vivent sur la terre ferme.

Les grandes divisions de l'ordre des Décapodes les répartissent en deux grands sous-ordres, les *Natantia,* ou Nageurs, et les *Reptantia,* ou Marcheurs.

Sous-ordre des Natantia

Les Natantia constituent un ensemble assez homogène, dont beaucoup de représentants peuvent être globalement désignés sous le nom de crevettes. Leur structure est comparable à celle du homard et des formes apparentées, mais se distingue par des caractères dont certains sont inhérents à leur qualité d'Animaux nageurs : leur corps est comprimé latéralement, leurs téguments sont minces et peu calcifiés, leurs antennes et leurs pattes thoraciques sont souvent longues et grêles, leurs pattes abdominales sont bien développées et natatoires.

Les Natantia comprennent deux groupes principaux, les Pénéides, dont les trois premières paires d'appendices thoraciques se terminent par des pinces, et les Carides, dont les deux premières paires, au plus, sont ainsi conformées.

Les *Pénéides* sont abondants dans les mers chaudes et tempérées chaudes. Certaines espèces sont de grande taille et dépassent 20 cm de long. En Méditerranée, on rencontre ainsi *Penaeus kerathurus* et *Parapenaeus longirostris,* bien connus en Espagne sous les noms de langostinos et de gambas.

Les *Carides* sont rangés dans de très nombreuses familles, dont certaines ont un habitat particulier : par exemple, les *Oplophorides* vivent dans les zones pélagiques profondes, à partir de 1 000 m, et les *Atyides* sont des crevettes d'eau douce. Parmi les formes des eaux littorales d'Europe, deux espèces sont particulièrement bien connues, puisqu'elles sont vendues sur tous les marchés : il s'agit de la crevette rose, *Palaemon serratus,* au long rostre dentelé, qui vit dans les zones rocheuses, et de la crevette grise, *Crangon crangon,* au rostre tronqué, qui se tient sur les fonds de sable et de vase.

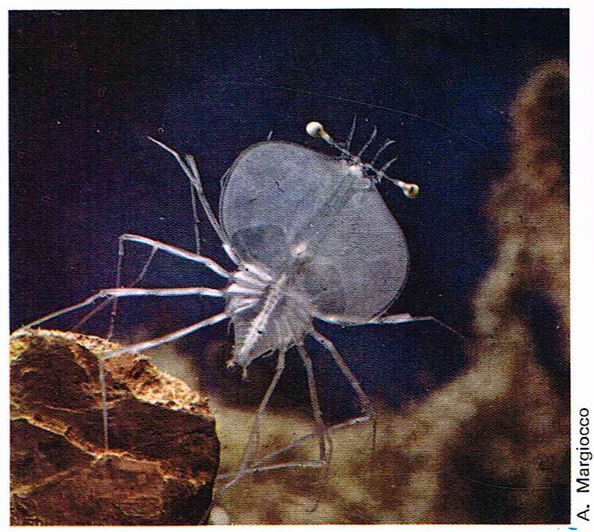
▲ *Les Euphausiacés de l'espèce* Meganyctiphanes norgevicus *sont une des proies favorites des baleines. La nuit, leurs essaims innombrables contribuent, grâce à leurs photophores, à la phosphorescence de la mer.*
▼ *Les Pénéides, comme les autres Crustacés du sous-ordre des Natantia, sont désignés globalement sous le nom de crevettes. Ceux-ci appartiennent à la famille des Sergestidae, qui vit en eau profonde, dans tous les océans.*



A. Margiocco



G. Mazza



A. Margiocco

▲ *Ci-dessus,* Galathea, *représentant du groupe des Galathéides qui se caractérisent par un abdomen segmenté, court et rabattu sous le thorax; à droite, une phyllosome de* Scyllarus arctus; *c'est sous la forme de ce curieux organisme transparent que les scyllares, ou cigales de mer, mènent leur longue vie planctonique avant d'atteindre l'âge adulte.*

Sous-ordre des Reptantia

Les Reptantia nagent peu à l'état adulte; ils marchent ou rampent sur le fond. Dans ce vaste sous-ordre, les modifications adaptatives ont porté sur l'abdomen, et c'est d'après le développement et la conformation de cette région qu'on les classe en Macroures, Anomoures et Brachyoures.

Les *Macroures* ont un abdomen normalement développé, articulé, à téguments rigides, se terminant en une large palette natatoire. Ils se divisent, à leur tour, en trois ensembles principaux.

Le premier, celui des *Astacoures,* comprend la langoustine, ou *Nephrops norvegicus,* le homard, ou *Homarus gammarus,* et les écrevisses. Ces dernières vivent en eau douce et sont représentées en France par plusieurs espèces, dont la plus grande et la plus anciennement connue est *Astacus astacus.* Chez ces Décapodes, la première paire d'appendices thoraciques se termine par des pinces puissantes et volumineuses.

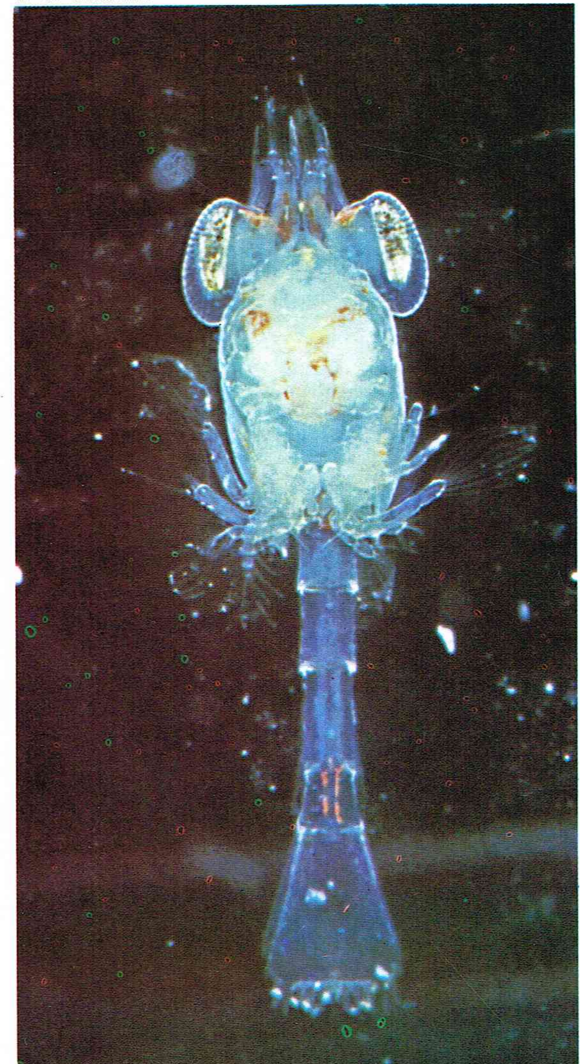
Le second groupe, celui des *Palinoures,* est caractérisé par l'absence de pinces; il inclut les langoustes aux larges antennes, ainsi que les scyllares, ou « cigales de mer », chez lesquels, au contraire, ces appendices sont transformés en palettes courtes et larges. Si homards et écrevisses sont peu différents des adultes quand ils éclosent, langoustes et scyllares connaissent une longue vie larvaire planctonique sous la forme de cet organisme plat et transparent, que l'on appelle une *phyllosome.*

Le troisième groupe de Macroures est constitué par les *Thalassinides,* qui sont dotés d'un long abdomen articulé, à téguments minces et peu calcifiés. Animaux marins, ils creusent des galeries dans la vase, ou se tiennent dans les anfractuosités du fond ou dans les coraux.

Les *Anomoures* réunissent deux groupes, les Pagurides et les Galathéides.

Les *Pagurides,* ou bernard-l'ermite, dont plus de huit cents espèces ont été décrites, s'abritent à l'intérieur de coquilles vides de Gastéropodes; ils présentent de remarquables adaptations morphologiques : ainsi, l'abdomen, constamment protégé par la coquille, est devenu une sorte de sac mou, asymétrique et non segmenté; les pléopodes ont disparu du côté droit et ceux du côté gauche, en nombre réduit, ne servent qu'à l'accrochage des œufs de la femelle. Plusieurs espèces, de petite taille, vivent sur nos côtes : *Clibanarius erythropus,* dont l'extrémité des pattes ambulatoires est longitudinalement rayée de rouge et de bleu, est extrêmement commun à marée basse, parmi les rochers, au sud de la Bretagne. *Pagurus prideauxi,* qui vit à de plus grandes profondeurs, est presque toujours associé à une anémone de mer qui l'enveloppe comme un manteau protecteur. Ces deux espèces vivent aussi en Méditerranée, de même que *Dardanus arrosor,* dont les pattes sont ornées de stries transverses et dont le céphalothorax atteint 10 cm de long. Sur les rivages tropicaux, certains pagures sont adaptés à la vie terrestre. Ils forment la famille des *Cénobites,* dont la majorité des espèces utilise des coquilles de Mollusques terrestres et se nourrit de détritus animaux et végétaux. Proche parent des vrais Cénobites, le « crabe des cocotiers », *Birgus latro,* dont les dimensions et le poids, qui peut s'élever à plusieurs kilogrammes, ne lui permettent pas de trouver de coquille à sa taille, a son abdomen protégé par des plaques calcifiées.

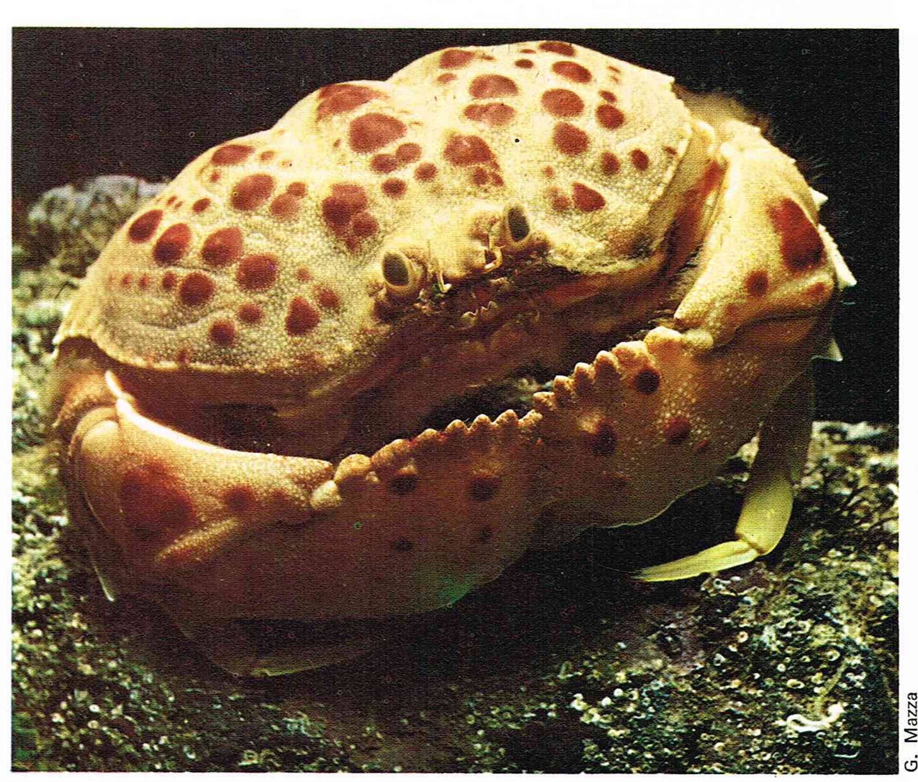
G. S. Giacomelli



▶ *Larve de* Pagurus alatus, *espèce appartenant aux Pagurides, ou bernard-l'ermite, bien connus pour s'abriter à l'intérieur des coquilles vides de Gastéropodes.*



A. Margiocco



G. Mazza

▲ **Carcinus maenas,** ***à gauche, ou « crabe enragé » que l'on rencontre sur nos côtes;*** **Calappa granulata,** ***à droite, caractérisé par un céphalothorax fortement renflé, vit à demi enfoui dans le sable. Il est connu sous le nom de « migrane » ou de « crabe honteux ».***

Les *Galathéides,* sensiblement aussi nombreux que les Pagurides, sont représentés, dans la faune abyssale, par certaines formes dépigmentées et aveugles; mais les plus connus sont les galathées et les porcellanes, communes dans la zone des marées. Les unes et les autres ont un abdomen segmenté, mais court et rabattu sous le thorax. Les porcellanes ont l'aspect de petits crabes, mais leurs dernières pattes, dont le rôle est de nettoyer les branchies, sont réduites, grêles et cachées sous la carapace.

Les *Brachyoures,* ou crabes, sont presque aussi nombreux que tous les autres Décapodes réunis. Leur abdomen très réduit, surtout chez les mâles, s'encastre dans une dépression ventrale du céphalothorax. Les pléopodes sont réduits, souvent absents chez le mâle, à l'exception des deux paires antérieures, qui sont, nous l'avons vu, des appendices copulateurs. Les uropodes manquent ou ne sont représentés que par des rudiments. La plupart des Brachyoures sont marins et vivent sur le fond de la zone des marées à plusieurs milliers de mètres de profondeur.

Parmi les espèces très variées que l'on rencontre sur nos côtes, on peut d'abord citer celle qui est la plus commune sur les grèves, *Carcinus maenas*, qui mesure au plus 10 cm de large, et qui a reçu de multiples noms locaux : « crabe vert », « crabe enragé », « chancre », « favouille », etc. *Cancer pagurus,* le tourteau, atteint une grande taille, et pèse parfois plusieurs kilogrammes; c'est l'un des plus appréciés des crabes comestibles.

L'étrille, *Macropipus puber,* appartient à la famille des *Portunidae,* lesquels, grâce à leurs dernières pattes aplaties en palette, sont capables de nager activement. *Grapsus marmoratus,* à la carapace quadrangulaire, ornée de stries transverses, est souvent hors de l'eau, courant sur les rochers, au-dessus du niveau atteint par la haute mer.

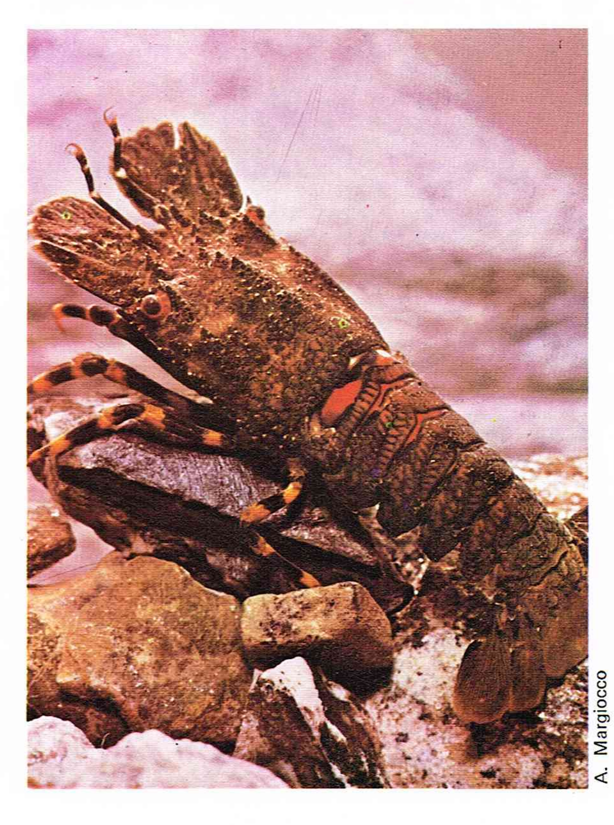
L'araignée de mer, *Maja squinado,* autre forme comestible de grande taille, fait partie du groupe des *Oxyrhynches,* qui sont les crabes les plus évolués et dont le psychisme est le plus complexe. Beaucoup d'entre eux font preuve d'une aptitude remarquable à se camoufler. Ils prélèvent à l'aide de leurs pinces des fragments d'Algues qu'ils fixent sur leur carapace. Ces boutures se développent et dissimulent bientôt l'Animal. Un autre Oxyrhynche, *Macrocheira kaempferi* du Japon, est le géant, non seulement des Crustacés, mais de tous les Arthropodes vivants connus; il possède des pinces et des pattes immenses, qui atteignent près de 4 m d'envergure, pour un corps mesurant 45 cm de diamètre.

Les crabes se sont adaptés aux eaux douces. Dans les régions tropicales, en plaine et en montagne, vivent les trois cent cinquante espèces de la grande famille des *Potamonidae*.

Enfin, une autre famille tropicale, celle des *Gecarcinidae,* a conquis le domaine terrestre. Les chambres branchiales de ces Crustacés sont transformées en des sortes de poumons; ces Animaux ne retournent à la mer que pour se reproduire, le reste de leur existence se passant sur la terre ferme, où ils s'abritent dans des terriers.

BIBLIOGRAPHIE

CALMAN W. T., 1909, *Crustacea, in* LANKESTER R., *A Treatise on Zoology,* t. 7, Londres. - CROME W. et GRUNER H. E., 1969, *Klasse Crustacea, in Urania Tierreich,* t. 2 : *Wirbellose Tiere,* Leipzig-Iéna-Berlin. - DELAMARE-DEBOUTTEVILLE C., 1963, *Crustacés, in Encyclopédie de la Pléiade,* GRASSÉ P. P. et TÉTRY A., *Zoologie,* 2, Paris. - KAESTNER A., 1969, *Wirbellose, in Lehrbuch der Speziellen Zoologie,* t. 1, n° 4, Stuttgart. - PIVETEAU J., 1953, *Traité de paléontologie,* t. 3, Paris. - SCHMITT W. L., 1931, *Crustaceans,* Cambridge (Mass.). - WATERMAN T. H., 1960-1961, *The Physiology of Crustacea,* 2 vol., New York-Londres.



A. Margiocco

◀ **Scyllarus arctus,** ***ou « cigale de mer », se caractérise, comme tous les scyllares, par la transformation des antennes en palettes courtes et larges.***



▲ *Plusieurs espèces du genre typique* **Glomeris** *vivent dans nos régions; ces petits Animaux, dont certains atteignent 20 mm de long, ont la faculté de se rouler en boule et de prendre l'aspect d'une graine.*

MYRIAPODES

Pendant longtemps, les zoologistes avaient considéré que les Myriapodes représentaient une classe unique d'Arthropodes. Puis certains se sont interrogés sur l'homogénéité du groupe et ont conclu qu'il s'agissait, en fait, de quatre classes distinctes, formées d'Animaux présentant des similitudes d'aspect : le corps divisé en trois régions, tête, tronc et telson; les segments du tronc, assez nombreux en général et, à première vue, identiques, dotés chacun d'une ou deux paires de pattes. Cependant on revient aujourd'hui à nouveau à une conception unitaire, fondée sur la *diplopodie*, c'est-à-dire sur le caractère fondamentalement double de chaque segment. Chez les Diplopodes, ce caractère est apparent, chez les autres Myriapodes, il est latent, mais dénoté par des traits anatomiques ou embryologiques. A l'appui de l'hypothèse d'une classe unique, on peut ajouter que, en tout état de cause, les Myriapodes forment un ensemble nettement isolé des autres classes d'Arthropodes.

Les quatre sous-classes de Myriapodes reconnues ici peuvent être distinguées à l'aide du tableau suivant (d'après J.-M. Demange, 1963) :

A. — *Orifices génitaux dans les premiers segments du corps : section des Progonéates.*

1° Téguments mous; petite taille :

a) présence de filières et antennes simples : sous-classe des Symphyles;

b) absence de filières et antennes bifurquées : sous-classe des Pauropodes;

2° Téguments durs, deux paires de pattes par segment; taille assez grande : sous-classe des Diplopodes.

B. — *Orifices génitaux dans la partie postérieure du corps : section des Opisthogonéates.*

Pattes de la première paire transformées en crochets à venins (forcipules) : sous-classe des Chilopodes.

Section des Progonéates

Les Progonéates présentent les caractères généraux suivants.

Le corps comprend une tête et un tronc, lequel, chez les Diplopodes, peut être divisé en un thorax et un abdomen; la tête porte une paire d'antennes, une paire de mandibules et une ou deux paires de mâchoires; le tronc est formé d'au moins onze segments en plus du pygidium et porte, au minimum, neuf paires de pattes, à raison d'une ou deux paires par segment; les sexes sont séparés et la reproduction est ovipare; enfin, le développement comporte une série de mues, chacune étant marquée par l'accroissement du nombre des segments et des paires de pattes.

Sous-classe des Symphyles

Les Symphyles sont de petits Animaux blanchâtres, dotés d'antennes multiarticulées. Le nombre de segments ventraux et de paires d'appendices est de douze, mais dorsalement on distingue quinze à vingt-deux tergites. L'ouverture génitale impaire se trouve entre les hanches de la quatrième paire de pattes. La fécondation est externe; le mâle dépose des spermatophores sur le sol et la femelle les recueille avec la bouche et les conserve dans des *poches spermatiques gnathales;* puis elle pond, libère les spermatozoïdes qui fécondent les œufs, et dépose ceux-ci dans des petites cavités humides.

Les Symphyles sont très largement distribués; ils vivent sous les pierres, dans les sols humides et les amas de feuilles mortes, se nourrissant surtout d'Algues microscopiques et de Champignons. Les cent vingt espèces connues se répartissent en trois familles, groupées en un ordre unique. Parmi les espèces de nos régions, on peut citer *Scolopendrella nothacanta,* qui mesure de 2 à 3,5 mm de long, et *Scutigerella immaculata,* qui atteint 8 mm.

Sous-classe des Pauropodes

Ne dépassant guère 2 mm de long, les Pauropodes ont un corps blanchâtre ou jaunâtre, composé, en dehors de la tête et du pygidium, de onze ou douze segments recouverts de six à dix tergites. Les antennes sont biramées, mais l'une des rames se divise en deux flagelles multiarticulés; elles portent une vésicule close, le *globulus,* considéré comme un organe acoustique. Les pattes sont au nombre de neuf ou dix paires et se terminent par des griffes. La cuticule est lisse ou ornée de granules et de spinules, et le tronc ainsi que les appendices portent des soies tactiles variées.

Les sexes sont séparés. Chez la femelle, l'ovaire est impair; l'oviducte, également unique, débouche dans un vagin qui s'ouvre entre les pattes de la deuxième paire : sur chacune de ces pattes s'insère, chez le mâle, un pénis. A l'éclosion, la larve, qui ne compte que quatre segments et trois paires d'appendices, va en acquérir de nouvelles à chaque mue, jusqu'à l'état adulte.

Les Pauropodes, dont le premier, *Pauropus huxleyi*, a été décrit en 1866, ont pendant longtemps été considérés comme des Animaux extrêmement rares. Le développement des recherches sur la faune des sols a montré qu'en réalité ils étaient très répandus dans les terrains humides, dans les Végétaux en décomposition et sous les pierres.

On en connaît aujourd'hui près de quatre cents espèces, constituant de nombreux genres, répartis en cinq familles et en deux ordres.

Sous-classe des Diplopodes

Les Diplopodes représentent, parmi les Myriapodes, la sous-classe la plus variée et celle qui compte le plus d'espèces. Leur corps est le plus souvent cylindrique ou semi-cylindrique mais, par suite d'une extension latérale des segments, peut aussi être déprimé. Il est, en général, recouvert d'une carapace dure, formée de couches chitineuses renforcées par des sels calcaires. Dépourvus de crochets venimeux, les Diplopodes ont, en revanche, des glandes dont la sécrétion dégage une odeur déplaisante.

La tête porte une paire d'antennes relativement courtes, formées de sept ou huit articles, dont le dernier est pourvu de cônes sensoriels. Les yeux sont de simples ocelles et peuvent parfois manquer. En arrière des antennes se trouvent des fossettes, sièges d'organes sensoriels, dits *organes de Tömösvary*, dont la fonction est inconnue. L'appareil buccal comporte une paire de fortes mandibules et une grande pièce impaire et complexe, le *gnathochilarium*, qui résulte de la soudure et de la transformation d'une paire de mâchoires.

Le tronc est formé d'un nombre variable de segments : de onze à près de deux cents. Les quatre premiers, qui constituent le thorax, sont simples; l'un d'entre eux, en général le premier, est apode, alors que chacun des trois autres porte une seule paire d'appendices. Tous les segments abdominaux qui suivent sont doubles *(diplosomites)*; ils résultent de la fusion d'un élément antérieur, ou *prosomite*, et d'un élément postérieur, ou *métasomite*; chacun de ces segments, à l'exception du dernier, le *telson*, est pourvu de deux paires d'appendices.

Dans chaque segment se trouvent également deux paires de trachées, avec des stigmates s'ouvrant à la base de chaque patte, deux paires de ganglions nerveux et deux paires d'ostioles cardiaques.

Les organes génitaux débouchent sur le troisième segment thoracique. Comme nous le verrons plus loin, les mâles possèdent souvent des organes copulateurs, variables suivant les groupes. Les larves, à l'éclosion, ont huit segments et trois paires de pattes. Au cours des mues qui se succèdent, de nouveaux segments doubles apparaissent soit un par un, soit par groupes de deux ou trois, toujours dans une zone de croissance située juste en avant du telson.

Les Diplopodes ont des habitats très divers : ils vivent dans les bois, dans les champs, dans les Mousses, dans les nids et les terriers de toutes sortes. Ils sont végétariens et se nourrissent surtout de plantes en décomposition; mais ils peuvent aussi s'attaquer aux cultures, par exemple aux fraises et aux pommes de terre. Leurs possibilités de dispersion sont limitées et les espèces ont souvent des aires de distribution assez restreintes; elles constituent ainsi un matériel précieux pour les études de biogéographie.

Les Diplopodes, dont on a retrouvé des fossiles au Carbonifère, comprennent deux super-ordres, d'importance très inégale.

Super-ordre des Psélaphognathes

Ce groupe compte moins de cent espèces, dont la plus grande ne dépasse pas 5 mm de long. Le corps de ces Animaux à téguments non calcifiés est composé de onze à treize segments. Des soies plumeuses, disposées en séries sur le dos et en faisceaux sur les côtés de chaque segment, leur donnent un aspect très particulier, qui est à l'origine du nom de *Pénicillates* (du latin *penicillum*, pinceau) qui leur a été aussi attribué.

Super-ordre des Chilognathes

Ce super-ordre inclut la majorité des Diplopodes. Les Chilognathes ont des téguments calcifiés et portent des soies qui ne sont jamais groupées en faisceaux. Les mâles sont toujours dotés de gonopodes. Un grand nombre d'entre eux sont également pourvus de glandes répugnatoires.

Ils sont divisés en deux ordres : les Opisthandriques et les Protérandriques (sous-ordres des Polydesmides, des Nématophores, des Iuliformes et des Colobognathes).

Ordre des Opisthandriques

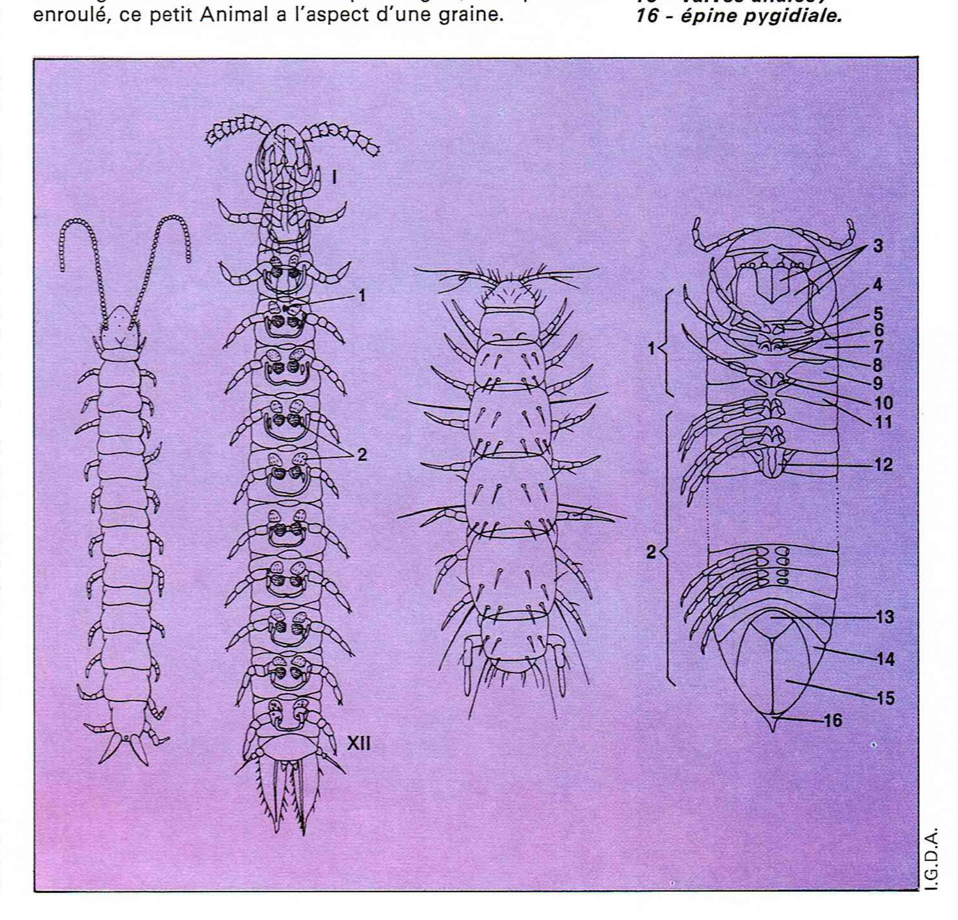
Dans cet ordre, les mâles ont des gonopodes d'un type particulier : ce sont des *télopodes*, différenciations des deux dernières paires d'appendices.

Les *Limacomorphes* comprennent un petit nombre d'espèces, vivant dans les régions tropicales américaines et indo-australiennes. Ils ont un tronc formé de vingt-deux segments, trente-six paires de pattes chez la femelle et trente-sept chez le mâle.

Les *Oniscomorphes*, beaucoup plus nombreux, avec plus de cinq cents espèces connues, sont ainsi nommés en raison de leur ressemblance avec certains Crustacés Isopodes, les Oniscoïdes, ou cloportes. Comme certains de ces Animaux, ils possèdent la faculté de se rouler en boule. Leur corps est court, avec un dos convexe et une face ventrale plate. Le tronc compte de quatorze à seize segments et onze à treize tergites. La femelle a dix-sept ou vingt et une paires de pattes, alors que le mâle en compte dix-neuf ou vingt-trois, dont la dernière est transformée en télopodes.

Dans nos régions vivent plusieurs espèces du genre typique *Glomeris*, dont certaines atteignent 20 mm de longueur. *Gervaisia pyrenaica*, qui vit dans les forêts de hêtres de la région pyrénéenne, ne dépasse pas 5 mm; il est remarquable par les tubercules perliformes, qui forment une ligne transverse sur chaque tergite; lorsqu'il est enroulé, ce petit Animal a l'aspect d'une graine.

▼ *De gauche à droite :* **Scutigerella immaculata** *(vu de dos et par la face ventrale) : 1 - orifice génital; 2 - saccules coxaux; I-XII, douze paires de pattes ambulatoires;* **Pauropus huxleyi** *(vu de dos) ne dépasse guère 2 mm de long, et est très répandu dans les terrains humides; un Chilognathe du genre* **Julus** *(vu par la face ventrale) : 1 - thorax; 2 - abdomen; 3 - gnathochilarium; 4 - cou (tergite I); 5 - sternite II; 6 - orifice génital; 7 - tergite II; 8 - sternite III; 9 - tergite III; 10 - sternite IV; 11 - tergite IV; 12 - gonopodes; 13 - écaille anale; 14 - pygidium; 15 - valves anales; 16 - épine pygidiale.*



Ordre des Protérandriques

Ces Diplopodes, classés en quatre sous-ordres, sont caractérisés par la présence chez les mâles d'au moins une paire de gonopodes sur la partie antérieure du corps.

Sous-ordre des Polydesmides

Les Polydesmides sont aveugles et sont caractérisés par un nombre de segments compris entre dix-neuf et vingt-deux mais le plus souvent égal à vingt, et, chez les mâles, par la transformation en gonopodes de la paire d'appendices antérieurs portés par le septième segment. Leurs tergites portent souvent des carènes latérales et sont, de plus, ornés de tubercules rugueux. Les espèces, dont le nombre est de trois mille environ, sont répandues sur toute la terre et plus particulièrement dans les régions tropicales. Leur taille varie de quelques millimètres à 130 mm, longueur atteinte par une espèce sud-américaine *Platyrhacus pictus*. Les Polydesmides sont communs dans nos régions; on y trouve, dans la mousse et les feuilles mortes, ou sous les pierres, *Polydesmus edentulus* qui mesure de 10 à 20 mm et *P. collaris*, un peu plus grand, dont certaines carènes latérales sont d'une couleur jaune vif, tranchant sur le fond brun-rouge du corps. *Strongylosoma pallipes*, dont la taille est de 20 mm environ, est d'une teinte roussâtre et présente des taches jaunâtres sur les tergites et des pattes jaune pâle; cette dernière espèce est une de celles dont la biologie est le mieux connue; la copulation, en particulier, a été très bien observée : elle dure entre trois et cinq heures; le mâle transfère à l'aide de ses gonopodes le sperme à l'intérieur de la vulve de la femelle, située sur le troisième segment du tronc.

Sous-ordre des Nématophores

Les Nématophores possèdent de une à trois paires de papilles anales, les filières, qui sont surmontées d'une soie et sur lesquelles débouchent les glandes séricigènes; ces dernières sécrètent de la soie utilisée pour tisser une enveloppe protectrice au moment de la mue ou pour fabriquer un cocon qui entoure les œufs. Chez le mâle, la première paire d'appendices, et souvent la seconde paire du septième segment, ainsi que la seconde du sixième et la première du huitième segment, sont modifiées en gonopodes, dont la forme et la structure sont caractéristiques de chaque espèce. Les huit cents espèces de ce groupe sont regroupées en deux cents genres environ.

De nombreuses espèces sont présentes en Europe. Les *Craspedosoma* ont un corps robuste formé de trente segments. Les *Ceratosoma* et les *Chordeuma* possèdent également trente segments; les premiers se distinguent par leurs carènes latérales saillantes, les seconds par la présence sur leurs tergites de trois paires de soies courtes insérées sur des tubercules peu proéminents. *Callipus foetidissimus* vit dans le midi de la France; son corps, composé de cinquante-sept à soixante-deux segments, dont la longueur ne dépasse pas 50 mm, peut s'enrouler en une spirale à plusieurs tours.

Sous-ordre des Iuliformes

Les Iuliformes, désignés sous le nom de Iules, sont les plus connus des Diplopodes. Ils ont un corps cylindrique, allongé, sans carènes ni côtes, et sont en général pourvus d'yeux. Le nombre des segments est toujours supérieur à trente mais peut varier dans une même espèce. Les Iuliformes n'ont pas de filières, mais ils possèdent de nombreuses glandes répugnatoires qui s'ouvrent sur les côtés des segments. Chez les mâles, les pattes de la première paire sont souvent réduites à des crochets, alors que les deux paires du septième segment constituent les gonopodes; cependant, dans certains cas, il n'existe qu'une seule paire de gonopodes.

Les Iuliformes sont représentés par environ trois mille espèces, réparties en cinq cents genres.

Blaniulus présente un corps très grêle, filiforme, de teinte pâle; ses gonopodes, longs et minces, ne sont pas rétractiles. *B. guttulatus* est largement répandu en Europe et a été introduit en Amérique. Son corps, long de 10 à 15 mm pour un diamètre de 0,5 mm, compte de trente-cinq à trente-neuf segments; il a une teinte blanchâtre et présente une série de taches rougeâtres sur les flancs. Cet Animal se nourrit de racines, de fruits tombés, et peut, lorsqu'il pullule, causer de sérieux dégâts aux cultures de fraises, de pommes de terre, et d'asperges.

La famille des *Iulidae* inclut une bonne partie de la faune des Diplopodes de nos régions; ils ont un corps assez robuste, et leurs gonopodes peuvent se rétracter dans une poche membraneuse. Quelques semaines après l'accouplement, les œufs sont déposés dans un nid fait de terre et d'excréments. Avant d'arriver à l'état adulte, les larves subissent une série de mues, qui peut s'étaler sur une année. La durée de vie varie entre trois et cinq ans. La croissance des mâles de certains Iulidae est marquée par un processus rare connu sous le nom de *périodomorphose;* après avoir atteint leur maturité, les mâles subissent une mue au cours de laquelle les gonopodes régressent, alors que le nombre de segments s'accroît; à la mue suivante, ces mâles redeviennent normaux, aptes à copuler, et leur taille augmente. De telles mues régressives peuvent se produire plusieurs fois au cours de la vie d'un individu.

Nous ne citerons que quelques-unes des formes vivant en Europe. Ainsi, l'une des espèces décrites par Linné, *Schizophyllum sabulosum*, dont le corps, long de 30 à 60 mm, est formé de quarante-cinq à cinquante-cinq segments et qui possède soixante-treize à cent une paires de pattes, est commune sur les plages sableuses, sous la mousse, sur les fleurs, etc.; son dos, grisâtre, est orné de deux lignes longitudinales rougeâtres. *Pachyiulus flavipes* atteint 75 mm de long, et compte de cinquante-cinq à soixante-six somites et de quatre-vingt-dix-huit à cent vingt-trois paires de pattes; son dos est brun et son ventre jaunâtre, la limite entre les deux teintes étant très nette. Les nombreuses espèces de *Typhloiulus* sont aveugles; leur aspect est blanchâtre ou jaunâtre, et elles vivent dans les terrains humides et dans les grottes. Quant aux *Trogloiulus*, ils sont également aveugles et le plus souvent cavernicoles. *T. mirus*, long de 50 à 60 mm,

A. Margiocco



A. Margiocco

▶ **Platyrhacus modiglianii,** *à gauche, est une espèce de Polydesmide très répandue dans l'île de Sumatra;* **Polydesmus collaris,** *à droite, dont certaines carènes latérales de couleur jaune vif tranchant sur le fond brun-rouge du corps, est commun dans nos régions sous la mousse, les pierres et les feuilles mortes.*

possède quatre-vingt-six segments et cent soixante-trois paires de pattes, ce qui est le nombre maximum observé chez les Iulidae d'Europe.

Dans les régions tropicales vivent de nombreux Iuliformes de grande taille, qui ressemblent à de petits serpents. C'est dans la famille des *Spirostreptidae* que l'on rencontre les plus grands, tels *Graphydostreptus gigas* d'Afrique orientale et *Scaphiostreptus seychellarum* des îles Seychelles, qui mesurent près de 30 cm de long pour un diamètre de 2 cm environ. Ces Animaux aux dimensions impressionnantes se nourrissent exclusivement de Végétaux en décomposition et sont parfaitement inoffensifs.

Sous-ordre des Colobognathes

A première vue, les Colobognathes diffèrent des Iuliformes par la forme du corps, qui n'est pas cylindrique mais longuement elliptique et déprimé, ou filiforme. La tête est petite, conique ou en forme de rostre. Les pièces buccales, fortement déformées, peuvent être transformées en une sorte de suçoir. Les téguments sont mous et soit nus, soit faiblement pileux, soit granuleux. Les appendices postérieurs du septième segment ainsi que les appendices antérieurs du huitième sont modifiés en gonopodes.

Les trois cents espèces qui composent ce sous-ordre vivent surtout dans les terrains humides des régions tropicales. Cependant, en Europe, on rencontre les représentants de deux groupes d'aspect très différent. En Italie, vit une espèce aveugle, *Dolistenus savii,* à la tête triangulaire et au corps vermiforme, de 30 mm de long au plus, formé de cent huit segments. Il faut citer également le genre *Polyzonium,* qui compte une espèce, largement distribuée dans nos contrées ; *P. germanicum,* dont le corps, élargi et long de 5 à 17 mm, comprend trente à cinquante-cinq segments, les pattes, assez courtes, sont complètement invisibles en vue dorsale. Les *Polyzonium* fréquentent les prairies humides et pénètrent dans les eaux stagnantes.

Section des Opisthogonéates

Le groupe des Opisthogonéates se distingue de celui des Progonéates par la localisation de l'orifice génital sur le segment préanal et non dans la région antérieure du corps, ainsi que par l'absence de calcification des téguments.

On ne dénombre qu'une seule sous-classe, celle des Chilopodes.

Sous-classe des Chilopodes

Les Chilopodes sont des Myriapodes carnivores, dont la tête, aplatie, est nettement distincte du tronc qui est multisegmenté et plus ou moins déprimé. La tête porte une paire d'antennes simples, parfois très longues, et des ocelles latéraux. Les pièces buccales comprennent une paire de mandibules et deux paires de mâchoires. Le nombre des segments du tronc, fixe ou variable suivant les groupes, est compris entre dix-neuf et cent quatre-vingt-un ; en dehors de quelques-uns qui sont apodes, ces segments portent chacun une paire de pattes. Les pattes de la première paire sont modifiées en pattes-mâchoires, les *forcipules,* dont chacune forme un crochet parcouru par le canal de la *glande à venin ;* réunies, elles constituent de puissantes tenailles. Les pattes suivantes sont similaires jusqu'à la région génitale, située en avant du segment anal ; cette région peut porter des gonopodes, en avant de l'orifice sexuel.

En ce qui concerne le développement, il est soit *anamorphe,* soit *épimorphe ;* c'est-à-dire que, dans certains groupes (Lithobiomorphes et Scutigéromorphes), l'état adulte est précédé de stades larvaires incomplets, alors que dans d'autres (Géophilomorphes et Scolopendromorphes) le jeune possède, à l'éclosion, un nombre définitif de segments et d'appendices.

Les Chilopodes sont des Animaux lucifuges. Pendant le jour, ils se cachent dans des endroits obscurs et humides, sous les pierres, dans les cavités du sol, sous les écorces, dans les boiseries. La nuit, ils chassent de petites proies vivantes, qui meurent rapidement sous l'effet du venin injecté par les forcipules.

Les trois mille espèces de cette sous-classe se répartissent en quatre ordres, les Géophilomorphes et les Scolopendromorphes, qui ont toujours vingt et une paires de pattes au moins, et les Lithobiomorphes et les Scutigéromorphes, tous dotés de quinze paires de pattes.

Ordre des Géophilomorphes

Les Géophilomorphes ont un corps très allongé, vermiforme, blanchâtre ou jaunâtre ; leurs antennes sont courtes, et ils sont dépourvus d'yeux. Le nombre de segments porteurs de pattes, qui varie, même au sein d'une espèce, est, au minimum, de trente et un et au maximum de cent soixante-treize. Il faut noter que ce nombre est toujours impair et que les segments apparaissent ainsi comme liés deux à deux : ceci correspond à la diplopodie fondamentale des Myriapodes. Enfin, les Géophilomorphes possèdent des glandes ventrales dont la sécrétion est luminescente.

On a dénombré plus de mille espèces de Géophilomorphes, réparties en deux cent cinquante genres et en dix familles. Répandus sur presque toute la terre, ils manifestent cependant une préférence pour les régions à climat tempéré.

La plus grande espèce de nos régions est *Himantharium gabrielis,* qui atteint 20 cm de long et possède de cent trente-trois à cent soixante-treize paires de pattes. Elle est commune dans le midi de la France, mais on peut aussi la rencontrer à Paris, dans les parcs et les jardins.



G.S. Giacomelli

◀ Les Iuliformes, ou Iules, vivent dans les terrains humides et se nourrissent en général de Végétaux en décomposition. Leur corps présente de nombreuses glandes répugnatoires qui s'ouvrent sur les côtés des segments.



A. Margiocco



A. Margiocco

▼ Sur ces exemplaires de Diplopodes (particulièrement sur la photographie de droite, fortement grossie), on observera que les pattes sont au nombre de deux paires par segment, alors que les Chilopodes n'en ont qu'une seule paire par segment.



A. Margiocco



A. Margiocco

▲ *A gauche, l'illustration montre l'aspect vermiforme des Géophilomorphes, qui peuvent atteindre 20 cm de long. Répandues dans presque toutes les régions tempérées de la terre, certaines espèces sont communes dans le midi de la France; à droite, un Lithobiomorphe du genre* Lithobius, *surtout répandu dans l'hémisphère Nord, et qui affectionne les endroits humides et peu éclairés.*

Le *Scolioplanes maritimus* ne dépasse pas 30 mm de longueur et possède une cinquantaine de paires de pattes; il vit dans les fissures de rochers battus par la mer, sous les pierres et les paquets d'Algues apportés par le flot.

Les *Geophilus* sont abondamment représentés en Europe. Ils vivent sous la mousse, au pied des arbres, dans les Végétaux en décomposition. Beaucoup sont phosphorescents, d'où le nom de *G. electricus* attribué à l'une des espèces de ce genre, répandue dans les forêts de la France, au nord du Massif central.

Ordre des Scolopendromorphes

La majorité des représentants de ce groupe a un corps formé de vingt-cinq segments et doté de vingt et une paires de pattes. Néanmoins, chez un petit nombre de genres, on compte vingt-sept segments dont vingt-trois pédifères.

Les Scolopendromorphes, dont on connaît six cents espèces environ, sont cosmopolites, mais plus abondants dans les régions tropicales. Dans le midi de la France, vit une espèce d'assez grande taille, *Scolopendra cingulata,* de couleur fauve mêlée de verdâtre; elle ne dépasse guère 9 cm de long dans nos régions, mais peut mesurer jusqu'à 17 cm dans l'est du bassin méditerranéen. Très vorace et très agressive, elle s'attaque aux Araignées et aux Insectes. Une espèce brésilienne, *S. gigantea,* est bien plus grande encore; sa taille dépasse 28 cm pour une largeur supérieure à 25 mm.

Ordre des Lithobiomorphes

Les Lithobiomorphes ressemblent aux Scolopendromorphes, mais leur corps est plus court et leurs pattes relativement plus longues. Les antennes sont plus ou moins développées et les ocelles plus ou moins nombreux ou, encore, absents. Ils possèdent toujours quinze paires de pattes, et les quinze tergites sont inégaux : ils sont alternativement grands et petits, sauf dans la région médiane, où les septième et huitième sont grands et égaux. Les pattes sont armées d'ongles et d'épines, et celles de la quinzième paire sont généralement plus longues que les autres.

Ce groupe, dont on a décrit environ mille deux cents espèces, a une large distribution mondiale, mais est surtout répandu dans l'hémisphère Nord.

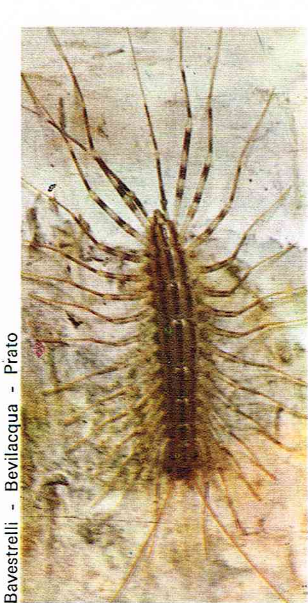
Le genre *Lithobius* est l'un des plus riches en espèces. La plus connue, *L. forficatus,* la « lithobie à tenailles », est présente dans les endroits humides et sombres, à l'intérieur des troncs d'arbres pourris, parmi les feuilles mortes, sous les pierres, dans les grottes, etc. C'est un Animal de 20 à 30 mm, de teinte brun-fauve, dont la tête est rougeâtre; ses antennes sont assez courtes et ses ocelles nombreux et rapprochés; ses pattes sont longues, et il se déplace avec vélocité. Parmi les autres espèces de nos régions, on peut citer *L. pusillus,* qui mesure 8 mm au plus, *L. troglodytes,* très commun en haute montagne dans les Pyrénées, *L. tricuspis,* présent dans toute la France, surtout dans les forêts, et enfin *L. typhlus,* forme cavernicole aveugle.

Ordre des Scutigéromorphes

Les Scutigéromorphes aussi possèdent un tronc formé de quinze segments, mais les tergites courts, caractéristiques des Lithobiomorphes, ne sont pas individualisés et on n'observe que huit grands tergites. D'autres particularités distinguent les Scutigéromorphes; la tête est forte et renflée; les yeux sont de grosses masses bombées, formées de nombreux ocelles; les antennes, composées de plusieurs centaines d'anneaux, sont filiformes et plus longues que le corps; les pattes sont très allongées et les dernières, démesurées, sont encore plus longues que les antennes; enfin, on observe une disposition des orifices respiratoires unique chez les Myriapodes : les stigmates sont impairs et situés non sur la face ventrale, mais sur le bord postérieur des tergites, sur la face dorsale.

Parmi les Chilopodes, les Scutigéromorphes constituent l'ordre qui comprend le nombre le plus faible d'espèces : moins de cent cinquante ont été décrites, et la plus grande ne dépasse pas 50 mm de long. La distribution de ce groupe est tropicale et subtropicale. En France, on ne connaît qu'une seule espèce, *Scutigera coleoptrata,* largement répandue, surtout dans le Midi; elle présente les caractères communs à l'ordre; longue de 25 mm environ, elle a une coloration jaunâtre, avec trois bandes longitudinales violacées sur le dos. On voit souvent les scutigères, agiles et rapides, courir sur les murs des habitations et sur les boiseries; ce sont des Animaux utiles, qui méritent d'être protégés car ils capturent de petits Insectes nuisibles, tels que les mouches, les teignes ou les moustiques, grâce à leurs dernières pattes, utilisées comme des lassos.

▼ *A gauche,* Scutigera coleoptrata *est la seule espèce de Scutigères connue en France. Ce sont des Animaux agiles et rapides, que l'on voit courir sur les murs des habitations. A droite, un Chilopode du genre* Scolopendra, *dont la taille, dans nos régions, ne dépasse pas plus de 9 cm de long, mais peut atteindre 28 cm chez certaines espèces brésiliennes.*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



A. Margiocco

BIBLIOGRAPHIE

ATTEMS K., 1926, *Myriapoda, in* KUKENTHAL W., *Handbuch der Zoologie,* vol. 4, Berlin et Leipzig. - BROLEMANN H. W., 1930, *Éléments d'une faune des Myriapodes de France. Chilopodes,* Toulouse; 1935, *Myriapodes Diplopodes (Chilognathes I), in Faune de France,* Paris. - DEMANGE J.-M., 1963, *Myriapodes, in Encyclopédie de la Pléiade, Zoologie,* vol. 2, Paris. - VERHOEFF K. W., 1902-1925, *Chilopoda;* 1926-1932, *Diplopoda I-II;* 1933-1934, *Symphyla, in Bronn's Klassen und Ordnungen des Tierreich,* t. 5.



I. Bucciarelli

▲ *La classe des Insectes renferme près des 4/5 des espèces animales actuellement connues. La plupart sont terrestres. Un grand nombre sont utiles à l'homme mais il en existe de parasites. Ici, un Hyménoptère (guêpe fouisseuse),* **Ammophila sabulosa.**

INSECTES

Le mot Insecte vient du latin *insectum,* qui signifie « divisé en anneaux ». L'entomologie, ou science des Insectes, dérive du mot *entomon,* équivalent en grec d'*insectum*. Chaque embranchement animal obéit à deux règles biologiques fondamentales : l'unité du plan d'organisation et la diversité des types. Les Insectes se définissent comme des Arthropodes antennifères (ils sont dotés d'une paire d'antennes) et mandibulates (ils portent une paire d'appendices céphaliques transformés en mandibules).

Le corps comprend trois parties : la tête, le thorax et l'abdomen. Les Insectes sont des Hexapodes : leurs pattes ambulatoires sont au nombre de trois paires et dépendent des segments thoraciques. Les adultes portent souvent deux paires d'ailes insérées sur le thorax. La respiration est trachéenne. Les Insectes comprennent un grand nombre de types, peut-être un million d'espèces, d'aspects extrêmement divers ; ils répondent cependant tous à ce plan d'organisation.

C'est à partir de données de la morphologie des Animaux que s'établit la systématique, science descriptive et classificatrice. Toute faune est un catalogue, présenté de manière comparative et organisée, des principales caractéristiques des formes.

Chaque espèce se définit par un ensemble de traits morphologiques qui lui est propre. Mais il y a des exceptions ; certaines espèces voisines se ressemblent et sont appelées espèces « sosies », « jumelles » ou « cryptiques ». Elles n'en diffèrent pas moins, mais par des caractères autres que ceux de la morphologie. Il arrive que des Insectes de familles ou même d'ordres différents soient tellement semblables qu'on les confonde à première vue. Si cette ressemblance s'avère utile pour l'une des espèces et si les aires de répartition de ces espèces se recouvrent, on parle de mimétisme ; par contre, si elles vivent dans des régions géographiques différentes, on dit qu'il y a convergence ou évolution parallèle.

Les dimensions de la plupart des Insectes varient de quelques millimètres à quelques centimètres de longueur ; elles dépassent rarement 20 cm. Le plus petit est peut-être l'Hyménoptère *Alaptus magnanimus,* qui se développe en parasite sur les œufs d'autres Insectes. Les plus volumineux se rencontrent en zone tropicale et le plus gros est sans doute le Coléoptère *Dynastes hercules,* qui dépasse 16 cm de long. Certains papillons ont une envergure supérieure ; quelques *Ornithoptera* (dont le nom signifie « aux ailes d'Oiseau ») peuvent dépasser 25 cm.

Classe des Insectes

□ *Sous-classe des Collembola*
- ○ *Ordre des Collemboles*

□ *Sous-classe des Proturata*
- ○ *Ordre des Protoures*

□ *Sous-classe des Diplurata*
- ○ *Ordre des Diploures*

□ *Sous-classe des Thysanurata*
- ○ *Ordre des Thysanoures*

□ *Sous-classe des Pterygota*

Section des Paléoptères
- ○ *Ordre des Ephéméroptères*
- ○ *Ordre des Odonatoptères*

Section des Néoptères

× Division des Hémimétaboles

— Super-ordre des Orthoptéroïdes
- ○ *Ordre des Dictyoptères*
- ○ *Ordre des Isoptères*
- ○ *Ordre des Plécoptères*
- ○ *Ordre des Embioptères*
- ○ *Ordre des Notoptères*
- ○ *Ordre des Phasmoptères*
- ○ *Ordre des Orthoptères*
- ○ *Ordre des Dermaptères*
- ○ *Ordre des Zoraptères*

— Super-ordre des Hémiptéroïdes
- ○ *Ordre des Psocoptères*
- ○ *Ordre des Mallophages*
- ○ *Ordre des Anoploures*
- ○ *Ordre des Homoptères*
- ○ *Ordre des Hémiptères*
- ○ *Ordre des Thysanoptères*

× Division des Holométaboles

— Super-ordre des Névroptéroïdes
- ○ *Ordre des Mégaloptères*
- ○ *Ordre des Raphidioptères*
- ○ *Ordre des Névroptères*

— Super-ordre des Mécoptéroïdes
- ○ *Ordre des Mécoptères*
- ○ *Ordre des Aphaniptères*
- ○ *Ordre des Trichoptères*
- ○ *Ordre des Lépidoptères*
- ○ *Ordre des Diptères*

— Super-ordre des Coléoptéroïdes
- ○ *Ordre des Coléoptères*
- ○ *Ordre des Strepsiptères*

— Super-ordre des Hyménoptéroïdes
- ○ *Ordre des Hyménoptères*

Un grand nombre d'Insectes sont utiles à l'homme. Les abeilles produisent du miel, du propolis, de la cire; les bombyx fabriquent de la soie. D'autres sont indispensables à diverses cultures : ils favorisent la pollinisation des arbres fruitiers, des plantes fourragères, du coton et du tabac. En outre, les Insectes servent de nourriture à des Animaux recherchés par l'homme. Enfin, ils jouent un rôle important dans l'élimination des substances organiques en décomposition.

Cependant, de nombreux individus sont vecteurs de maladies qui atteignent l'homme et les Animaux domestiques. D'autres provoquent d'énormes dégâts dans les cultures, les forêts et les produits stockés.

Les Insectes sont apparus très tôt sur la terre, il y a environ trois cents millions d'années. Les plus primitifs datent du Dévonien moyen. Cette ancienneté explique, en partie, l'extrême diversité des types, l'étonnante spécialisation morphologique et comportementale de nombreuses espèces. Les Insectes ont colonisé toute la terre, sauf le milieu marin. On les rencontre jusqu'à des latitudes extrêmement septentrionales, certaines espèces pouvant résister à des températures de plusieurs dizaines de degrés au-dessous de zéro.

Une des raisons qui ont vraisemblablement favorisé la réussite des Insectes est leur énorme pouvoir reproducteur. Trois facteurs déterminent cette capacité qu'ont les Insectes d'augmenter leur population : le nombre d'œufs pondus par chaque femelle, qui est extrêmement élevé et atteint un milliard pour une reine de termite; la durée de chaque génération, qui varie de quelques jours à plusieurs années; enfin le type de reproduction; chez diverses espèces d'Insectes, la fécondation n'est ni nécessaire, ni indispensable, et les œufs se développent par parthénogenèse. Les mâles sont quelquefois en nombre réduit et peuvent même ne pas exister du tout. Un exemple de la capacité reproductrice d'un Insecte est fourni par la petite mouche du vinaigre, *Drosophila melanogaster*, très utilisée dans les laboratoires de génétique. Dans des conditions de vie optimales les performances sont les suivantes : vingt-cinq générations par an, cent œufs pondus par chaque femelle; le nombre d'individus produit par an à partir d'un seul couple est véritablement astronomique.

Morphologie

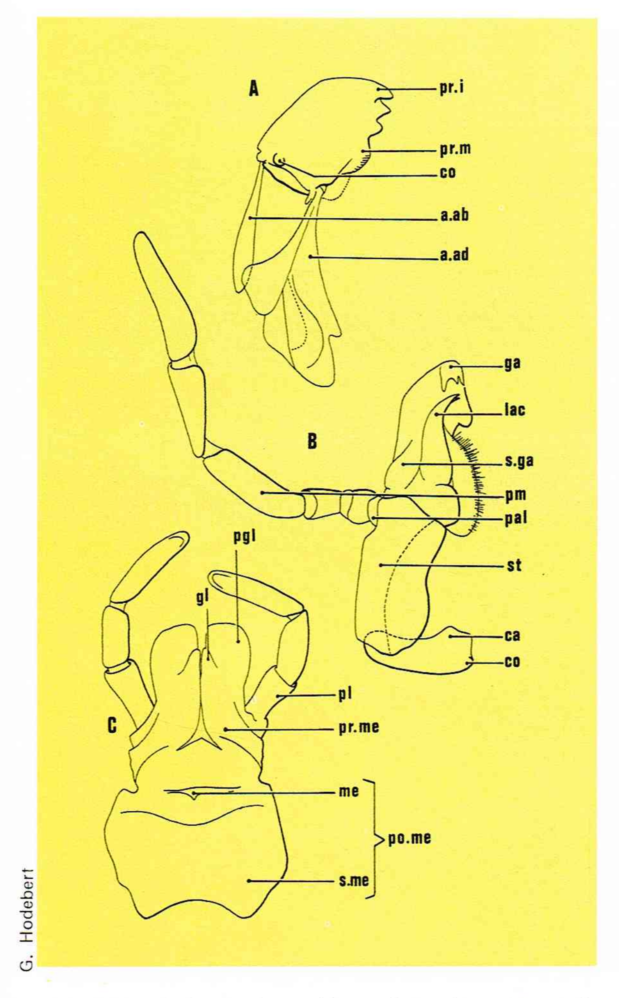
Typiquement, le corps de l'Insecte dérive d'embryons comptant vingt et un ou vingt-deux somites ou métamères (six ou sept pour la tête, trois pour le thorax, douze pour l'abdomen). Cette division embryonnaire s'altère, surtout par la coalescence des somites. Chez l'adulte, le métamère ne reste perceptible qu'au niveau du thorax et surtout de l'abdomen qui apparaît nettement constitué d'une succession de segments, ou « urites ».

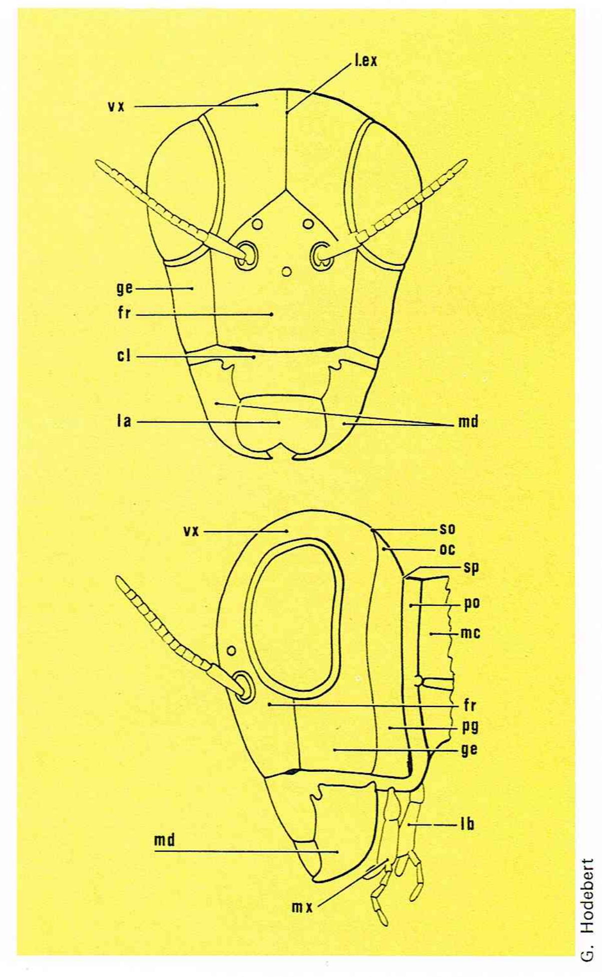
La tête

La tête se présente comme une capsule rigide, le plus souvent globuleuse, largement ouverte postérieurement (foramen occipital) pour permettre le passage des tractus nerveux, digestif et circulatoire. Elle s'ouvre par un orifice oral garni de pièces buccales, soit antérieurement (type *prognathe*, comme chez les larves de Coléoptères), soit ventralement (type *hypognathe* des criquets, ou type *opisthorhynque* des pucerons). Sur le sommet de la tête s'insèrent deux antennes. La plupart des Insectes possèdent deux yeux composés, parfois très grands, situés en position dorso-latérale. De nombreuses espèces ont aussi des taches oculaires simples, ou ocelles, généralement au nombre de trois et situées entre les yeux composés.

La tête est divisée en régions délimitées par des sillons plus ou moins visibles. Antérieurement, le *front* et le *clypeus* forment la partie médiane. Dorsalement, le front se continue par le *vertex* qui, postérieurement, est séparé de l'*occiput* par un sillon occipital. L'occiput est composé de deux parties, l'occiput proprement dit et un *postocciput* qui limite le cou. Les aires latérales situées sous les yeux sont appelées les *joues*, ou *gena*, et leur partie postérieure est appelée *postgena*.

Les *pièces buccales*. L'orifice oral est entouré d'appendices buccaux assurant la saisie, et même, quelquefois, un début de dilacération des aliments. Ils participent également au repérage et au choix de ces derniers.





L'adaptation à des régimes alimentaires très variés va de pair avec des modifications des pièces buccales. L'appareil masticateur des Insectes qui broient les aliments est le type le plus primitif. C'est le cas de la blatte, ou cafard, qui compte l'équivalent de trois paires d'appendices, *mandibules, maxilles* et *labium,* appendus au plancher de la capsule céphalique. Les mandibules et maxilles limitent latéralement la *cavité préorale*. Le labium, ou lèvre postérieure, résultant de la soudure des appendices de la troisième paire de pièces buccales, forme la paroi postérieure. La cavité préorale est protégée à l'avant par le *labre,* ou lèvre antérieure, qui est un prolongement de la capsule céphalique. Une évagination du plancher céphalique, *l'hypopharynx,* divise cette cavité en deux compartiments : l'un postérieur, *le salivarium,* dans lequel débouche le canal salivaire, et l'autre antérieur, le *cibatium,* au fond duquel s'ouvre la bouche.

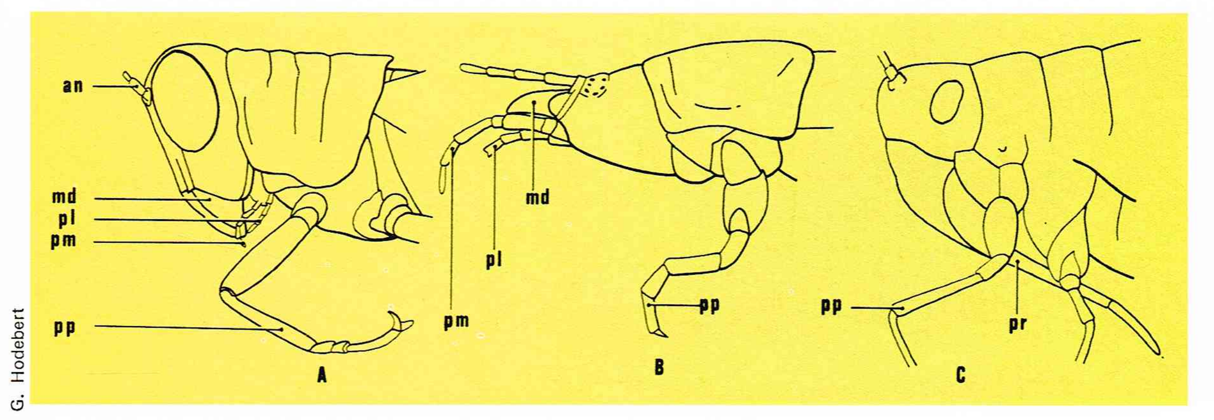
Les mandibules sont indivises, puissantes et fortement sclérotinisées. Elles présentent un *processus incisif* garni de trois dents acérées et un *processus molaire* sculpté de crêtes masticatrices. Chaque mandibule est articulée à la capsule céphalique en deux points qui forment son axe de rotation.

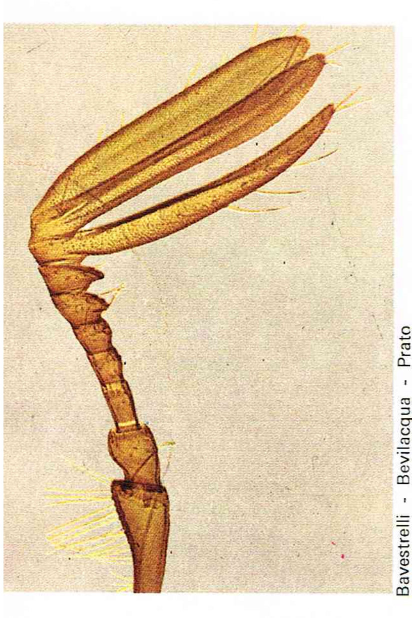
Les maxilles sont composées du *cardo,* proximal, articulé par un condyle à une fossette céphalique et du *stipes,* pièce qui supporte latéralement un *palpe* à cinq articles prenant appui sur une proéminence du stipes, le *palpigère*. L'axe du stipes se prolonge par un cône arqué, la *lacinia,* terminée par deux pointes aiguës, et par un lobe charnu, la *galea,* dont la partie basale, plus renflée et garnie de soies, est appelée *sous-galea*.

Le labium, ou lèvre postérieure, est impair, et s'insère sur la capsule céphalique par une plaque, le *postmentum,* divisée transversalement en une base, le *submentum,* et en un *mentum* intermédiaire qui se prolonge par le *prémentum.* Ce dernier supporte latéralement les palpes triarticulés, et médianement deux petites *glosses* entourées de *paraglosses* charnues, plus volumineuses.

Les variations de l'armature buccale. La blatte possède un appareil buccal du *type broyeur* que l'on rencontre aussi chez les Archiptères (libellules), Orthoptères (grillons), Névroptères (fourmilions), Coléoptères (hannetons) et

▲ A gauche, pièces buccales de blatte : A (mandibule) : pr. i, processus incisif ; pr. m, processus molaire ; co, condyle ; a.ab, apodème du muscle abducteur ; a.ad, apodème du muscle adducteur ; B (maxille) : ga, galea ; lac, lacinia ; s.ga, sous-galea ; pm, palpe maxillaire ; pal, palpigère ; st, stipes ; ca, cardo ; co, condyle ; C (labium) : gl, glosse ; pgl, paraglosse ; pl, palpe labial ; pr. me, prementum ; me, mentum ; s. me, submentum ; po. me, postmentum ; à droite, principales parties de la tête d'un Insecte, vue de face et de profil : l. ex, ligne d'exuviation ; vx, vertex ; so, sillon occipital ; oc, occiput ; sp, suture postoccipitale ; po, postocciput ; mc, membrane du cou ; fr, front ; pg, postgena ; ge, gena ; cl, clypeus ; md, mandibule ; la, labre ; lb, labium ; mx, maxille.
◀ Différentes positions possibles de la tête et des pièces buccales des Insectes par rapport au reste du corps. Types, A, hypognathe ; B, prognathe ; C, opisthorhynque : an, antenne ; md, mandibule ; pl, palpe labial ; pm, palpe maxillaire ; pp, patte prothoracique ; pr, proboscis.





Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *Les antennes des Insectes sont des organes sensoriels de forme variable. Ici, un type d'antenne de Coléoptère (× 32).*

▼ *A gauche, représentation schématique d'une patte d'Insecte; co, coxa; tr, trochanter; fe, fémur; ti, tibia; ta, tarse; ts, tarsomères; pta, prétarse; à droite, vue ventrale de l'extrémité de deux types de pattes d'Insectes. A, blatte, B, Diptère : ar, arolium; gr, griffe; pu, pulville; au, auxilie; un, unguitracteur; di, distitarse; s.mu, support du muscle dépresseur du prétarse.*

la plupart des larves. Chez les autres Insectes, des remaniements profonds modifient considérablement la forme des pièces buccales; cependant, des études comparatives permettent de retrouver les équivalences.

Le type lécheur, ou broyeur-lécheur, caractéristique des Hyménoptères (abeille, guêpe, fourmi), diffère du type primitif par les mâchoires et le labium, qui constituent une trompe coudée sous la tête lorsque l'Animal ne s'alimente pas. Le labium forme une « langue » velue et creusée en gouttière pour aspirer le nectar des fleurs. Les palpes labiaux et des mâchoires en palette accompagnent cette langue.

Le *type piqueur* se rencontre, avec des variantes importantes, chez les Hémiptères (punaise, puceron) et les Diptères (moustique). Il comporte une trompe aspirante formée par le labium qui s'allonge et se replie sur lui-même en une gouttière ouverte vers le haut. Chez le moustique, le labre ferme dorsalement la gouttière, formant ainsi un fourreau dans lequel glissent mandibules et maxilles transformées en stylets perforants. Chez la mouche, la trompe comprend trois parties, le *basiproboscis,* ou rostre, le *mediproboscis* et le *distiproboscis,* ou labelles; dans le rostre, se trouve une pompe alimentaire activée par un groupe de muscles. La région moyenne de la trompe est constituée essentiellement par le labium creusé en une gouttière, recouverte par un labre de petite taille, qui dissimule le stylet salivaire. La trompe se termine par les *labelles,* grands lobes membraneux qui pourraient correspondre aux palpes labiaux. Chez les Hémiptères, le labre, très court, ne recouvre la gouttière labiale qu'à sa base.

Les Insectes piqueurs enfoncent complètement leur stylet dans les tissus animaux ou végétaux, le labium se repliant sur lui-même. Avant ou pendant la succion, ils injectent de la salive; ainsi se fait très souvent l'inoculation des germes pathogènes.

Le *type suceur,* propre aux Lépidoptères, est le plus modifié. En s'allongeant, les maxilles forment deux gouttières qui s'accolent sur la ligne médiane pour constituer une longue trompe tubulaire aspiratrice. Au repos, cette trompe s'enroule ventralement sur elle-même *(spiritrompe).* Toutes les autres pièces buccales sont réduites, sauf les palpes labiaux.

Les antennes. Les Insectes portent une paire d'antennes, appendices linéaires multiarticulés. Chez les Collemboles et les Diploures, ainsi que chez de nombreux Arthropodes autres que les Insectes, l'antenne est de type *« segmenté »,* chaque article étant pourvu de muscles permettant aux articles voisins de se mouvoir. Les Thysanoures et tous les Ptérygotes ont des antennes de type *« annelé »,* les muscles étant localisés au premier article, le *scape,* et servant à faire mouvoir le *pédicelle* (deuxième article) ainsi que l'ensemble du *flagelle* (formé de *n* articles). La mobilité des segments du flagelle n'est due qu'au jeu de la pression sanguine.

La forme des antennes est très variable. Quelquefois, la surface est considérablement augmentée et l'antenne ressemble à une plume (par exemple, chez les mâles des papillons *Saturnia*). Chez les chenilles et larves de Coléoptères, les antennes comprennent un nombre très réduit d'articles, alors que, chez les blattes et certaines espèces de sauterelles, elles en comptent un nombre important. Chez les espèces où le dimorphisme sexuel est prononcé, les antennes des mâles sont plus complexes que celles des femelles (par exemple, chez les Coléoptères Lamellicornes).

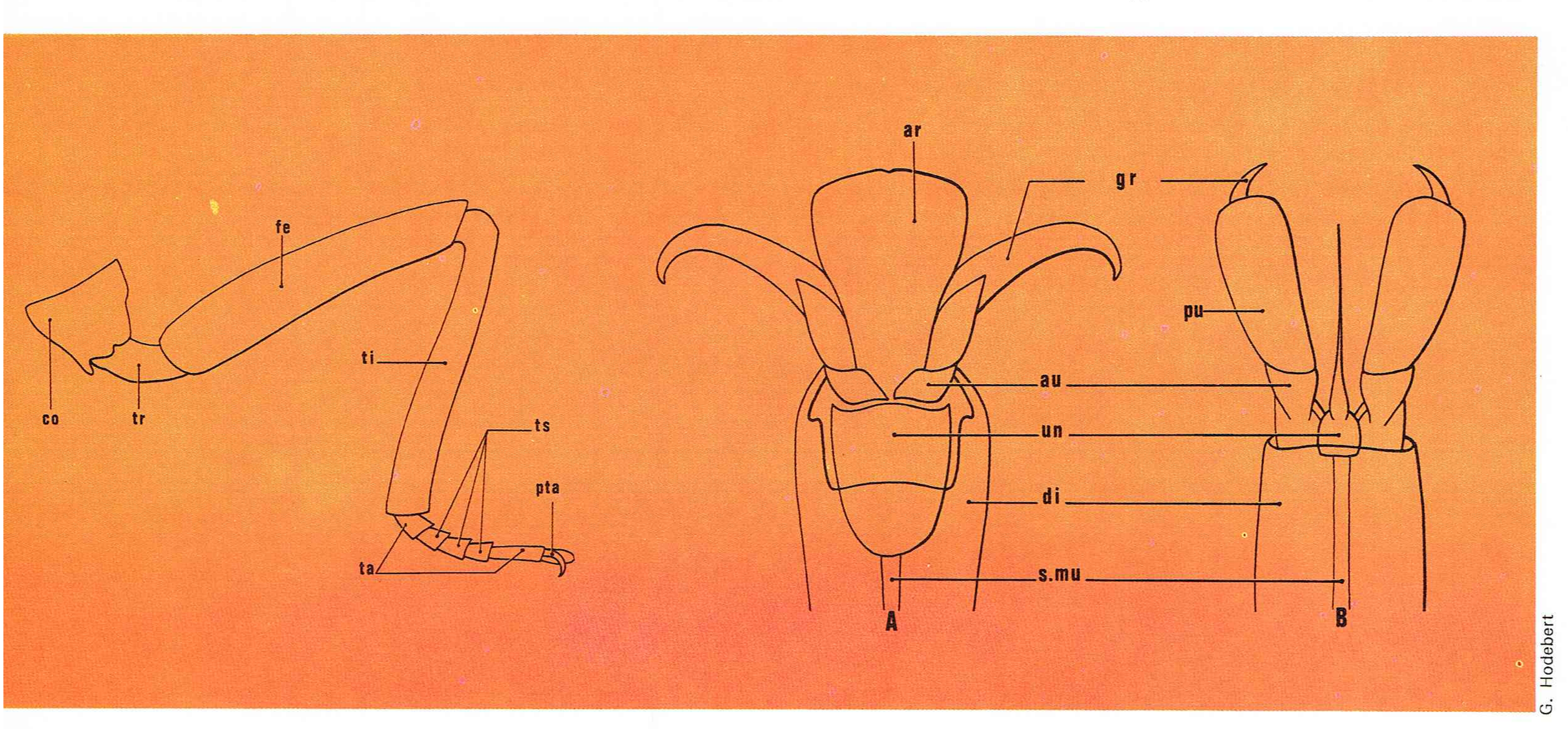
Le thorax

Le thorax des Insectes est constitué de trois segments, porteurs chacun d'une paire de pattes. Le premier segment, ou *prothorax,* est toujours aptère, mais les deuxième et troisième segments, *méso-* et *métathorax,* portent les ailes chez les Ptérygotes adultes, les Aptérygotes en étant dépourvus. Chaque segment thoracique comprend des pièces dures, dorsalement le *tergite,* ventralement le *sternite* et latéralement les *pleurites.* Le tergite du prothorax, appelé *pronotum,* est souvent réduit; cependant, chez les Orthoptères, Dictyoptères et Coléoptères, il constitue une large voûte protectrice des zones d'insertion alaire. Les *méso-* et *métathorax* sont réduits chez les espèces aptères et se modifient en fonction du vol chez les espèces ailées.

Les pattes. Chez les Insectes Ptérygotes adultes, les déplacements sur un support ou dans l'eau sont assurés par les pattes thoraciques. Chez quelques Aptérygotes et certaines larves de Ptérygotes, ce type de locomotion est également effectué grâce à des appendices abdominaux. Les pattes thoraciques sont essentiellement les organes de la marche, mais chez divers Insectes elles accomplissent d'autres fonctions, des adaptations morphologiques apparaissant en conséquence.

Une patte typique est un ensemble de segments durs, articulés entre eux (*arthro,* « dur »; *pode,* « patte »). Ces segments sont la *coxa,* le *trochanter,* le *fémur,* le *tibia* (ces deux derniers articles représentent, le plus souvent, 80 % au moins de la longueur de la patte), le *tarse* et le *prétarse.*

Le tarse est simple chez les Collemboles et les larves d'Insectes Holométaboles; il se compose généralement de deux à cinq pièces.



G. Hodebert

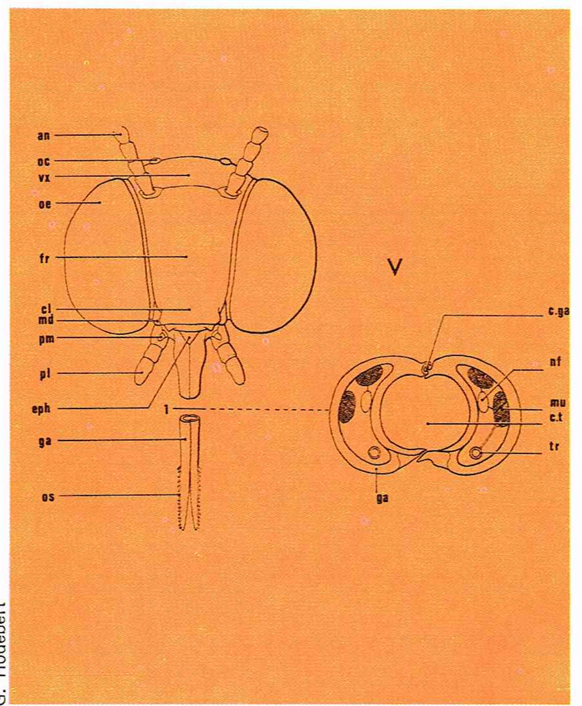
I
cl
md
lb
pm
1
ga
pl
2
gl
fl
gl
ga
pgl
pl

III
cl
an
pm
lb
1
la
lab
li
la
ca
md
mx
lb
hph
cs

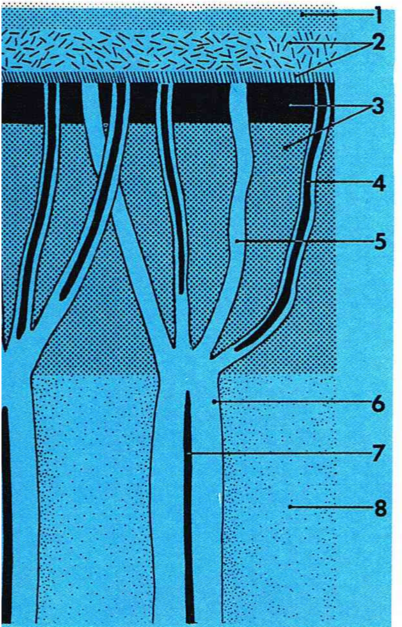
II
acl
l.l
pcl
la
hph
md
mx
lb
ge
l.mx
l.l
pcl
acl
1
la
lb
2
ss
l.mx
la
mx
md
lb
cs
mx
md
lb

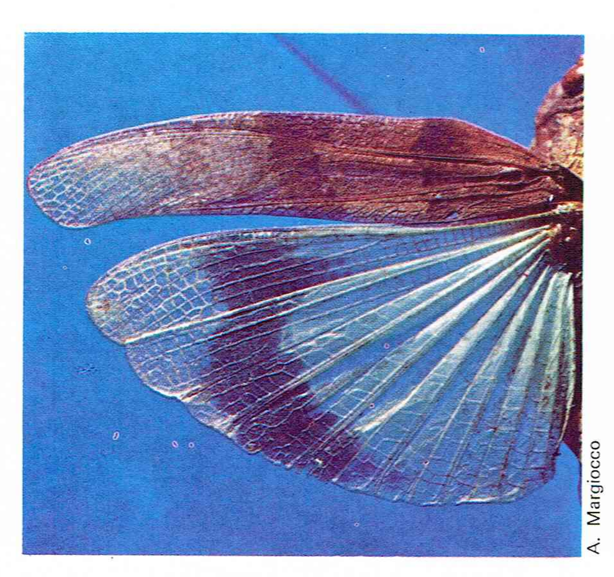
IV
an
pm
mx
prm
la
ro
ha
lab
cl
pm
mx
1
la
lab
la
lb
ca
cs
mu
prm

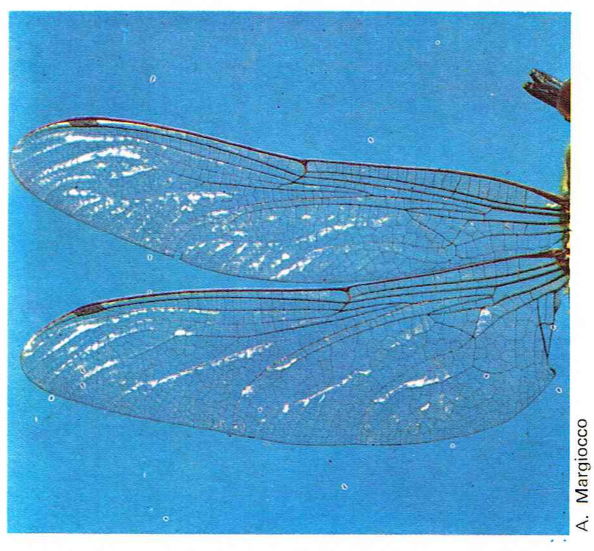
G. Hodebert



◀▲ *Pièces buccales d'Insectes. I - abeille (Hyménoptère), type broyeur-lécheur; cl, clypeus; fl, flabellum; ga, galea; gl, glosses; lb, labium; md, mandibule; pgl, paraglosses; pl, palpes labiaux; pm, palpes maxillaires; 1-2 - niveau des coupes. II - Hémiptère, type piqueur : acl, antéclypeus; cs, canal salivaire; ge, gena; hph, hypopharynx; la, labre; lb, labium; l. l, lames lorales; l. mx, lames maxillaires; md, mandibule; mx, maxille; pcl, postclypeus; ss, sensilles; 1-2 - niveau des coupes. III - moustique (Diptère), type piqueur : an, antenne, ca, canal alimentaire; cl, clypeus; cs, canal salivaire; hph, hypopharynx; la, labre; lab, labelles; lb, labium; li, ligula; md, mandibules; mx, maxilles; pm, palpe maxillaire; 1 - niveau de la coupe. IV - mouche domestique, an, antenne; ca, canal alimentaire; cl, clypeus; cs, canal salivaire; ha, haustellum; la, labre; lab, labelles; lb, labium; mu, muscle; mx, maxilles; pm, palpes maxillaires; prm, prementum; ro, rostre; 1 - niveau de la coupe. V - papillon (Lépidoptère), type suceur-lécheur : an, antenne; c. ga, coaptations assurant l'accrochage des deux galea; cl, clypeus; c. t, canal central de la trompe; eph, épipharynx; fr, front; ga, galea; md, mandibules; mu, muscle; nf, nerf; oc, ocelle; oe, œil composé; os, organes sensoriels; pl, palpes labiaux, pm, palpes maxillaires; tr, trachée; vx, vertex; 1 - niveau de la coupe.*







▲ A gauche coupe semi-schématique à travers l'épicuticule : 1 - tectocuticule; 2 - cire; 3 - cuticuline; 4 - filament de cire; 5 - canal à cire; 6 - pore du canal; 7 - filament du pore du canal; 8 - couche basale; au milieu, aile d'Orthoptère dont la région postérieure, bien développée, forme une surface de soutien chez les Insectes à vol lent; à droite, ailes de libellule, qui se caractérisent par leur transparence, et leur seule mobilité dans le sens vertical.

▼ Régions alaires, A, zone apicale; B, zone médiane; C, zone basale : 1 - champ postérieur; 2 - champ antérieur; 3 - champ costal; 4 - champ discoïdal; 5 - champ anal; al, alule; ju, jugum; rg, remigium; ra, région axillaire; va, vannus.

Le prétarse est réduit à une simple griffe chez les Protoures, chez quelques Collemboles et de nombreuses larves d'Insectes Holométaboles. Mais, dans la majorité des espèces, il se compose d'un *arolium,* sorte de lobe médian membraneux ou partiellement sclérotinisé, et d'une paire de griffes qui s'articulent avec le segment du tarse.

La conformation typique d'une patte se modifie souvent en relation avec diverses activités, telles que creuser, s'accrocher, nettoyer, striduler, sauter, nager. Chez la larve souterraine de la cigale, le fémur de la patte prothoracique est court et puissant, armé de crocs qui facilitent le travail d'excavation. Le tarse du dytique mâle est très aplati et garni de ventouses permettant, lors de l'accouplement, l'accrochage du mâle à la femelle. Celui de l'abeille est creusé d'une gouttière garnie de poils où, lors du nettoyage, glisse l'antenne. Le fémur de nombreuses espèces de criquets porte une rangée de tubercules qui, en frottant contre les élytres, produisent les sons caractéristiques de ces Animaux. Chez les Insectes sauteurs, Orthoptères et divers Coléoptères, le fémur très renflé abrite des muscles puissants, l'extenseur (bipartite) et le flexeur du tibia. Les pattes des Insectes nageurs sont fréquemment modifiées. Chez le gyrin par exemple, les pattes métathoraciques sont aplaties en battoir, et garnies à l'extérieur de lames raides qui augmentent la surface portante.

Les ailes. Les Insectes Ptérygotes possèdent deux paires d'ailes; ces dernières naissent dorsalement des méso- et métathorax et sont des évaginations à double paroi séparée par une cavité qui prolonge la cavité générale du thorax. Chaque aile se compose d'une fine membrane maintenue par un système de nervures tubulaires. La membrane correspond à l'accolement des téguments évaginés (cuticule et hypoderme accolés à une autre couche d'hypoderme et cuticule). Au niveau des nervures, les téguments restent séparés, la cuticule ayant tendance à s'épaissir. Le sang circule dans toutes les cavités, faisant ainsi le tour de l'aile. Dans les plus grosses nervures, courent un nerf et une trachée.

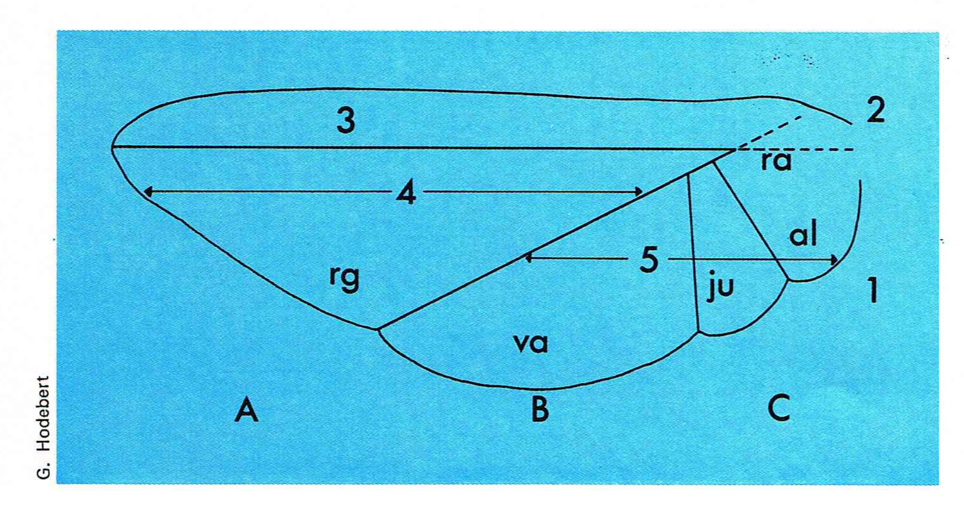
On distingue, suivant la morphologie des ailes et leur position au repos, deux groupes de Ptérygotes : d'une part, le groupe primitif des Paléoptères, qui comprend les Éphémères et les Odonates et qui se caractérise par ses ailes nues, mobiles seulement dans le sens vertical et ne se repliant pas en arrière au repos; d'autre part, les Néoptères, dont les ailes sont nues, ciliées ou écailleuses et sont mobiles aussi bien verticalement qu'horizontalement. Au repos, elles se replient sur l'abdomen et les postérieures peuvent être recouvertes par les antérieures.

En général, les ailes sont minces et membraneuses, mais, dans certains cas, les ailes mésothoraciques deviennent épaisses et rigides, soit dans leur ensemble (élytres des Coléoptères), soit seulement dans leur moitié proximale (hémiélytres des Hétéroptères et de quelques Homoptères). La forme de l'aile est grossièrement triangulaire. Chez les Insectes bons voiliers, elles sont allongées, pointues, étroites *(angustipennes),* alors que chez les autres, elles sont plus ou moins élargies et arrondies *(latipennes).* Le bord antérieur est rectiligne, et le postérieur est courbe.

Les Insectes ont généralement deux paires d'ailes *(tétraptères),* mais, quelquefois, ils n'en possèdent que deux *(diptères).* Chez les tétraptères, les quatre ailes peuvent être relativement semblables; dans de tels cas, ces Insectes sont dits *homoneures* (Lépidoptères); chez les *hétéroneures,* par contre, les deux paires d'ailes sont différentes.

L'aile est asymétrique et divisée en régions qui fonctionnent différemment pendant le vol; on distingue des champs partagés longitudinalement (champs *costal, discoïdal* et *anal*) et séparés par des nervures puissantes ou des plis alaires. La région alaire antérieure forme le *remigium* (champ costal + champ discoïdal), aire propulsive pendant le vol. La région postérieure (champ anal) constitue une aire de support ou de glissement de l'aile; elle est particulièrement développée chez les Insectes à vol lent, où elle forme une surface de soutien (Orthoptères). Chez les Diptères, les ailes métathoraciques sont réduites à des stylets, appelés *balanciers.*

L'aile est soit nue, soit recouverte de cils, soies ou écailles. Ces dernières sont présentes chez la plupart des Lépidoptères et leurs fonctions sont diverses : coloration, sécrétion odoriférante, respiration, diffusion de substances hydrophobes et réception d'ultra-sons. Les ailes peuvent présenter des coaptations diverses; chez les Insectes bons voiliers, les ailes antérieures et postérieures fonctionnent, en vol, de façon synchrone, grâce à un système de couplage qui se présente soit comme un simple chevauchement des surfaces, soit comme un engrenage entre gouttières et crochets. Chez les Insectes aquatiques, tels les notonectes, naucores, corises et bélostomes, les ailes antérieures s'accrochent entre elles pendant la nage et au repos. Chez les Orthoptères Ensifères (grillons, sauterelles), se différencient dans les ailes des appareils produisant des sons.



L'abdomen

Au cours de son développement, l'abdomen apparaît composé de onze segments et d'un telson ; cependant une telle structure ne se maintient que chez les Protoures. Sur les sept segments antérieurs, les ébauches d'appendices disparaissent, sauf dans certains cas exceptionnels. Les segments abdominaux antérieurs sont finalement très simplifiés ; ils ne comprennent qu'un tergite et un sternite, reliés par une membrane pleurale. Les segments postérieurs se réduisent, se transforment ou s'estompent. A leurs dépens apparaissent les *cerques,* sur le onzième segment, et les *pygopodes,* vestiges d'appendices, sur le douzième segment. L'orifice génital mâle s'ouvre au bord du neuvième segment et l'orifice génital femelle au bord du huitième. Les segments génitaux seront décrits dans la partie consacrée à la reproduction.

Les appendices abdominaux. Chez les Insectes Ptérygotes adultes, les segments abdominaux sont dépourvus d'appendices locomoteurs typiques ; il n'en persiste que des vestiges.

Les cerques. Les cerques, dépendant généralement du onzième segment abdominal ou parfois du dixième, sont présents chez les Aptérygotes et les Insectes Hémimétaboles, à l'exception des Hémiptéroïdes ; par contre, parmi les Holométaboles, seuls les Mécoptères en possèdent. Les cerques sont simples chez les Orthoptères et annelés chez les Dictyoptères ; ils peuvent être très courts et à peine visibles, ou, au contraire, plus longs que la longueur du corps chez les Thysanoures, les Éphémères et les Plécoptères. Ils ont des fonctions sensorielles et sont sensibles aux stimulations tactiles, aux mouvements d'air et parfois, chez les grillons par exemple, aux vibrations de basse fréquence. Les cerques sont parfois différents selon le sexe ; plus développés et en forme de pince chez le mâle, ils jouent un rôle lors de la copulation, ou peuvent servir à la capture des proies, ou encore, comme arme de combat chez les forficules.

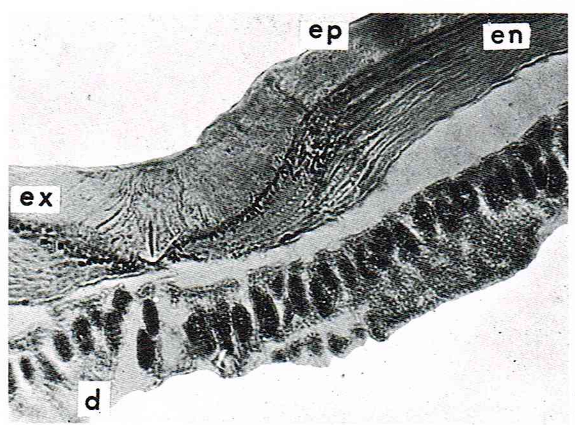
Chez les Aptérygotes, il subsiste des appendices abdominaux très modifiés ou simplifiés, les styles, les vésicules dévaginables, le rétinacle et la furca.

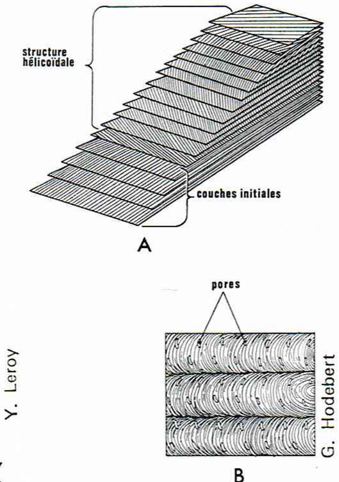
Les branchies et fausses pattes. Chez les Ptérygotes adultes, les segments prégénitaux sont dépourvus d'appendices, mais, chez les larves, les quelques segments abdominaux portent des différenciations considérées, par certains, comme des vestiges de vrais appendices et, par d'autres, comme des développements secondaires. Ces différenciations segmentaires sont présentes sous forme de six ou sept paires de branchies chez de nombreuses larves aquatiques. Des proéminences abdominales servant à la locomotion sont fréquentes chez les larves d'Holométaboles ; à l'extension, ces fausses pattes sont turgescentes par le jeu de la pression sanguine, et sont mues par un complexe musculaire. Leur extrémité est armée d'épines ou de crochets. Chez les chenilles, les segments trois à six ou deux à sept, ainsi que le dixième, sont fréquemment pourvus d'une paire de fausses pattes membraneuses.

Le tégument

Le tégument des Insectes se compose d'une unique couche de cellules, ou *épiderme,* surmontée d'une *cuticule.* La cuticule se présente macroscopiquement sous forme de plaques solides et élastiques, les sclérites, et de parties flexibles non indurées, les « membranes ». Ces dernières constituent les régions cuticulaires entre les sclérites et peuvent aussi recouvrir des régions entières, qui deviennent alors très extensibles. La cuticule assure à l'organisme une solidité (squelette externe) et une protection contre les agents chimiques. Elle est imperméable à l'eau (tout au moins de l'intérieur vers l'extérieur) et très peu perméable aux gaz. Elle constitue une protection efficace contre la transpiration. Cependant, dans les régions membraneuses, il peut y avoir absorption d'eau et respiration cutanée.

La cuticule est faite de trois couches principales, différentes par leur formation et leur importance. L'*épicuticule,* généralement épaisse de 1 μ, et parfois de trois ou quatre, joue un rôle essentiel dans la perméabilité à l'eau. L'*épicuticule,* en dépit de sa minceur, est de structure très complexe. Elle est traversée verticalement par des canaux de 60 à 130 Å de diamètre, contenant des filaments de cire. L'épicuticule comporte au moins quatre couches, qui sont, de l'extérieur vers l'intérieur, une tectocuticule, constituée d'un cément sécrété par les glandes dermiques, une couche de cire, une couche de cuticuline lipoprotéique, enfin, une couche basale homogène de composition encore inconnue.





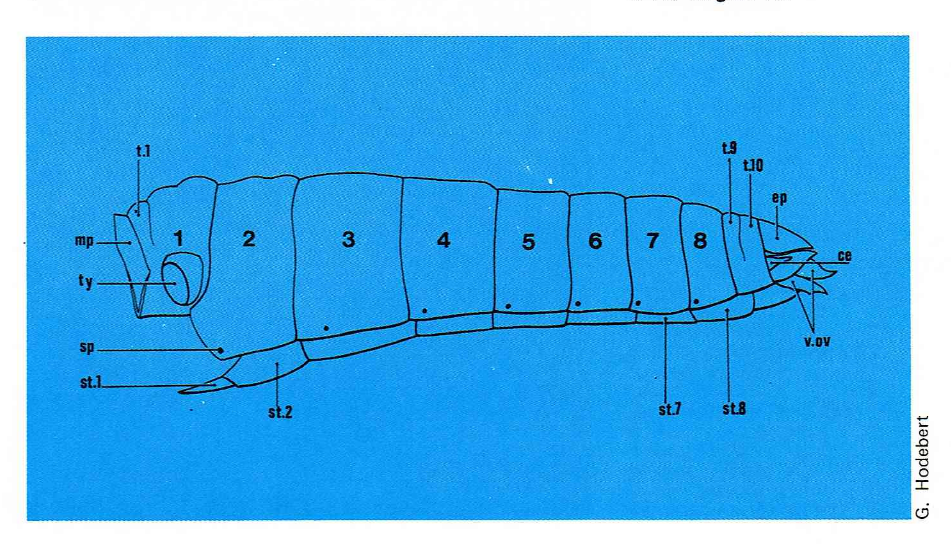
▲ ***A gauche, illustration de la capacité qu'ont certains Insectes de s'amputer d'une patte, par exemple lorsqu'ils sont aux prises avec un prédateur. La rupture s'exécute à un niveau différencié à cet effet, caractérisé, en particulier, par l'épaississement en biseau de l'exocuticule cassante, et l'amincissement compensatoire de l'épicuticule plus élastique ; en, endocuticule ; ep, épicuticule ; ex, exocuticule ; d, épiderme ; à droite, coupe schématique de l'endocuticule, A, feuilletée d'une manière régulière ou torsadée ; B, striée verticalement par de fins canaux qui s'ouvrent par des pores.***

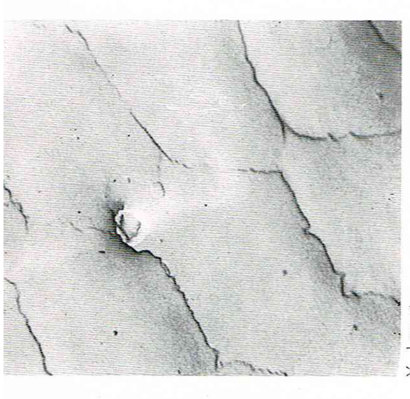
L'*endocuticule* est généralement plus épaisse, de structure variable, composée d'une *chitine* complexe et de diverses protéines, l'*arthropodine,* la *résiline* et la *sclérotine.* Cette dernière est une protéine qui, avec des phénols polyhydriques et des quinones, assure le tannage de la cuticule et par là son durcissement ou « sclérotinisation », et son assombrissement, ou « mélanisation ». A l'observation en microscopie électronique à de très forts grossissements, l'endocuticule s'avère composée de couches alternativement sombres et claires, se déposant respectivement le jour et la nuit. Dans les deux cas il s'agit d'une succession de feuilles, composées de microfibrilles de chitine emballées dans une matrice protéique. Dans chaque couche, les microfibrilles sont disposées parallèlement. Dans les couches claires, déposées la nuit, l'orientation de l'alignement change d'un angle à peu près constant d'une feuille à la suivante ; sur coupe transversale, cette disposition hélicoïdale présente l'aspect d'une structure en faisceaux d'arcs. Par contre, dans les couches sombres, déposées le jour, les microfibrilles des différentes feuilles sont parallèles. Cette endocuticule feuilletée d'une manière régulière ou torsadée est striée verticalement par de fins canaux qui joignent les cellules épidermiques à l'épicuticule, où ils s'ouvrent par des pores.

Dans les régions les plus dures du tégument, une partie de l'endocuticule devient plus ambrée et prend le nom d'*exocuticule.*

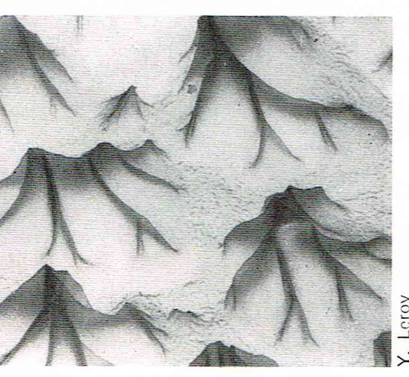
L'équilibre entre les épaisseurs des exo-, épi- et endocuticules varie selon les niveaux. Au niveau des membranes, l'exocuticule reste mince ; dans les coussinets adhésifs des pattes ou ventro-céphaliques des Mallophages (« poux des Oiseaux »), l'endocuticule est très lâche et les membranes sont épaisses et molles. Au moment de la mue, au niveau de la ligne d'exuviation, le liquide d'exuviation liquéfie la cuticule à partir de l'intérieur, grâce aux ferments qu'il contient. Alors, seule persiste l'épicuticule qui forme l'exuvie.

▼ ***Abdomen de criquet : t. 1, tergite 1 ; mp, métapostnotum ; ty, tympan ; sp, spiracle ; st. 1, sternite 1 ; st. 2, sternite 2 ; st. 7, sternite 7 ; st. 8, sternite 8 ; v. ov, valve de l'ovipositeur ; ce, cerque ; ep, épiprocte (segments II) ; t. 9, tergite 9 ; t. 10, tergite 10.***





Y. Leroy



Y. Leroy

▲ *En haut, ultrastructure d'une surface tégumentaire lisse; réseau hexagonal sur un élytre de sauterelle africaine,* **Phrysocorypha politurata** *(× 2 600). En bas, ultrastructure d'une surface tégumentaire veloutée de sauterelle verte de forêt tropicale,* **Cestromoecha tenuipes,** *vue au microscope électronique (× 2 600). La lumière, frappant les replis, donne à l'Insecte son aspect mat et velouté.*

Au niveau du sillon d'autotomie, chez les Insectes capables de se séparer d'une patte par réflexe, les rapports d'épaisseur entre endo- et exocuticule sont inversés; l'exocuticule cassante s'épaissit en biseau tandis que l'endocuticule s'amincit.

La diversité des couleurs

En général, les couleurs sont dues aux couches superficielles. On distingue des couleurs pigmentaires et des couleurs structurales.

Les couleurs pigmentaires. Les pigments se fixent dans la cuticule, l'épiderme, le sang ou le corps gras.

Parmi les pigments cuticulaires, les *mélanines* sont les plus fréquentes. Elles se situent généralement dans l'exocuticule, qu'elles colorent en jaune, brun ou noir. On rencontre néanmoins des bleus et bleu-vert dans la cuticule des Lépidoptères. La mélanisation, liée à la sclérotinisation, dépend de l'intensité du métabolisme et de divers facteurs externes. Les caroténoïdes, auxquels appartiennent pour la plupart des jaunes, les oranges et les rouges, ne sont pas synthétisés par les Insectes, mais proviennent des plantes dont ils se nourrissent. L'un des composés de cette famille, le β-carotène, donne sa couleur jaune au criquet *Schistocerca*. Il est présent dans quelques organes internes et colore certaines sécrétions, comme la cire des abeilles ou la soie du bombyx.

Les pigments épidermiques et sub-épidermiques comprennent les *ommochromes,* qui donnent des teintes jaunes, brunes ou rouges selon le degré d'oxydation, et des *ptérines* de teinte blanche, jaune, rouge (chez les guêpes, les piérides).

Des *lipochromes*, provenant des plantes, sont également sous-épidermiques.

Des dépôts sur la cuticule sont formés à partir de sécrétions, souvent blanches, pulvérulentes ou filamenteuses, composées de cire chez les pucerons et les cochenilles, ou d'autres substances chez les cétoines et ténébrionides des régions désertiques.

Certains Insectes, par exemple, les larves de chironomes, qui possèdent de l'hémoglobine, paraissent rouges, la couleur de leur sang étant visible à travers les téguments. Chez d'autres espèces (larves de *Gasterophilus*), par contre, l'hémoglobine se fixe dans le corps gras.

Quels que soient la nature et l'emplacement des pigments, la couleur qui en résulte provient de ce que chaque pigment absorbe certaines radiations et en laisse passer d'autres, qu'elles soient retransmises par transparence ou par réflexion.

Les couleurs structurales. Les couleurs blanches et bleues ainsi que les reflets irisés dépendent essentiellement de la structure des surfaces du tégument. Trois procédés essentiels, la réflexion, l'interférence et la diffraction sont à l'origine des couleurs physiques.

La lumière qui tombe sur le tégument peut être réfléchie dans toutes les directions par les irrégularités de la surface ou des granules sous-jacents, qui, s'ils ont de larges dimensions par rapport aux longueurs d'onde de la lumière, la réfléchissent en totalité : la surface apparaît alors blanche. C'est le phénomène de la *réflexion*. Chez les Insectes, la plupart des blancs sont produits de cette manière; mais il existe également des pigments blancs.

Lorsque le tégument contient à la limite de la surface des granules très petits dont les dimensions sont égales ou un peu inférieures à 0,6 μ, c'est-à-dire correspondent à la longueur d'onde du bleu, seuls les bleus et les indigos sont réfléchis; les longueurs d'onde supérieures (les oranges et les rouges) ne le sont pas; c'est pourquoi le tégument paraît bleu-vert ou bleu : c'est l'*effet Tyndall.* Ainsi, les bleus des libellules résultent de cet effet. Pour que la teinte bleue soit bien visible, la présence d'une couche sombre au-dessous des granules est nécessaire, sinon les couches sous-jacentes reflètent des lumières d'autres longueurs d'onde et masquent le bleu.

Les couleurs d'*interférence* résultent de la réflexion de la lumière sur une série de surfaces superposées, séparées entre elles par des distances équivalentes aux longueurs d'onde de la lumière. Il arrive qu'en présence de telles structures quelques longueurs d'onde réfléchies par les surfaces successives soient en concordance de phase, ce qui en renforce l'effet, tandis que d'autres, en discordance de phase, s'estompent. Ainsi, seules certaines longueurs d'onde sont-elles réfléchies et donnent-elles à la surface sa coloration. L'indice de réfraction des matériaux en cause et la distance entre les surfaces de réflexion sont les facteurs déterminants de la couleur visible.

Lorsqu'on regarde la surface multisériée obliquement, les distances entre les surfaces réfléchissantes successives sont réduites et la couleur change avec l'angle de vision. Si l'observateur déplace son axe de visée, ou si l'Insecte bouge tant soit peu, les couleurs réfléchies passeront par la gamme des couleurs de l'arc-en-ciel (série de Newton). C'est ainsi que sont produites les couleurs irisées des Insectes. Les surfaces lamellaires réfléchissantes se trouvent, chez les Lépidoptères, sur les écailles, chez les Coléoptères, dans la cuticule des élytres, et, chez les Odonates, dans celle des ailes.

Une surface finement striée avec, entre les rides, des intervalles correspondant aux longueurs d'onde de la lumière, peut décomposer la lumière blanche en ses diverses composantes. C'est par ce processus que sont produites les couleurs de *diffraction*.

Aspects des téguments

Indépendamment des couleurs, les surfaces visibles des Insectes se présentent sous des aspects divers : gaufrés, pubescents, veloutés, mats, brillants, luisants, lisses, etc. Ces apparences dépendent de différenciations superficielles du tégument : multiplication et mise en relief des nervures des élytres chez les sauterelles, présence de poils souples, ou, à l'échelle de l'ultramicroscopie, différenciations d'unités structurales élémentaires de revêtement sur les téguments des parties visibles des



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▶ *Les couleurs irisées des Insectes sont produites par les surfaces lamellaires réfléchissantes des écailles chez les Lépidoptères, à gauche; et chez ce Coléoptère,* **Cetonia dorata,** *à droite, par la cuticule des élytres.*



M. Boulard

▲ ***Cette Phanéroptérine montre à quel point le mimétisme peut être développé chez les Orthoptères Ensifères ; l'élytre, nervuré à la façon d'une feuille, porte une tache simulant une moisissure et des découpures qui donnent l'impression qu'une chenille l'a entamé.***

Insectes. Les aspects plus spectaculaires sont les reliefs qui assurent la matité ou le velouté des surfaces ; ils résultent d'une juxtaposition très dense de petites pinnules ou de replis diaphanes réunis en cônes.

Disposition des couleurs. Certains Insectes ont une coloration uniforme ; chez d'autres, apparaissent des dessins complexes. Les ornements les plus primitifs semblent être des séries de taches plus ou moins semblables, ou des zones sombres ayant tendance à souligner certains alignements du corps, dorsalement ou latéralement. Les stries longitudinales marquent un degré de complexité supplémentaire. Viennent ensuite les bandes transversales qui proviennent vraisemblablement de la fusion de taches ; d'où la fréquence des dessins en réseau.

Si les ornementations ne suivent pas nécessairement le plan d'organisation, elles n'en obéissent cependant pas moins à une composition d'ensemble. Des colorations peuvent chevaucher des parties différentes du corps. Si une coaptation est définie comme un ajustement réciproque de deux parties indépendantes d'un organisme animal, réalisant par leur union un ensemble utile et défini, on peut dire que, chez les Insectes, les coaptations pigmentaires qui coopèrent à la fonction d'apparence sont fréquentes : telle ligne claire peut courir de la tête à l'extrémité des élytres, en passant par le thorax ; selon les ordres, les parties colorées du corps varient ; chez les Lépidoptères ce sont essentiellement les ailes, chez les Hyménoptères et les Névroptères, l'abdomen, et chez les Coléoptères et Orthoptères, la tête, le thorax et les élytres. Les ornementations produisent deux grandes catégories de livrées : les livrées *cryptiques,* en harmonie avec le milieu, et les livrées *phanériques,* en contraste avec le milieu.

Homochromie. Homotypie. Somatolyse. De nombreux Insectes sont verts comme les Végétaux, bruns ou tachetés comme le sol et les écorces d'arbres. Ces teintes cryptiques leur permettent de se soustraire partiellement à l'attention des prédateurs et des proies. L'homochromie est souvent associée à l'homotypie, qui est la ressemblance morphologique avec les éléments du milieu (par exemple, les feuilles ou les brindilles), ainsi qu'à un comportement qui renforce le camouflage. La silhouette de l'Insecte peut être difficile à reconnaître lorsque, par un jeu de taches colorées, les limites corporelles s'estompent ; on dit alors qu'il y a *somatolyse* (*soma,* corps ; *lusis,* rupture) et on parle de *colorations disruptives.*

Couleurs d'avertissement. Les couleurs ou les dessins des livrées de divers Insectes peuvent effrayer ou surprendre les prédateurs, ou encore détourner leur attention vers les parties du corps les moins vulnérables. L'œdipode, cryptique, exhibe des ailes rouges en s'envolant. Lorsqu'il est dérangé, le papillon de nuit *Automeris coreus* écarte les ailes et laisse voir les ocelles qui ornent ses ailes postérieures ; ce manège provoque, chez l'Oiseau prédateur, une hésitation qui, fût-elle de quelques centièmes de seconde, peut suffire à l'Insecte pour s'échapper. Les couleurs d'avertissement sont souvent associées à la présence de substances, d'odeurs ou de goûts désagréables pour les prédateurs, et même, parfois, à des poisons. Ainsi, un crapaud piqué par une guêpe qu'il est en train d'avaler évitera par la suite d'attaquer cette espèce.

Mimétisme. Le prédateur semble apprendre à éviter les Insectes de goût désagréable ; il les reconnaît à leurs formes, leurs couleurs et leurs comportements. Théoriquement, un tel apprentissage se fait séparément pour chaque espèce d'Insectes ; cependant, si les ornementations de plusieurs espèces, de plusieurs familles, voire d'ordres différents, se ressemblent, il suffit que le prédateur ait appris à éviter l'un des Animaux en question pour qu'il se désintéresse de tous les autres. Ainsi, pour des Insectes comestibles, la ressemblance avec une espèce venimeuse ou de mauvais goût constitue un avantage contre la pression prédatrice. Les espèces redoutées sont appelées des *modèles* et celles qui leur ressemblent des *mimes.*

Dans ce type de mimétisme, dit *batésien* en l'honneur du lépidoptériste Bates, qui le premier remarqua le phénomène, il importe que le mime soit nettement moins commun que le modèle, pour qu'il puisse tirer avantage d'un tel système de protection. Les populations d'espèces « mimantes » sont donc limitées dans leur extension numérique. Chez certaines espèces, comme chez le papillon *Papilio dardanus,* la contrainte d'expansion de l'espèce est levée grâce au polymorphisme. Chez cette espèce, il existe de nombreux types de femelles déterminés génétiquement, chaque type mimant un modèle d'espèce différente.

Reconnaissances intraspécifiques. Chez de nombreuses espèces d'Insectes, les colorations sont très importantes pour la reconnaissance entre individus de sexe différent. Le mâle du papillon *Hypolimnas misippus* ne poursuit pas la femelle de son espèce si ses ailes normalement brunes sont maculées de blanc. La livrée joue également un rôle dans les relations entre mâles rivaux. Le mâle de la libellule *Plathemis lydia* possède un territoire qu'il défend contre les intrus par une signalisation optique ; menacé par un rival, il dresse l'abdomen et exhibe une belle tache bleue. En présence de la femelle, l'abdomen est horizontal.

Nutrition et métabolisme

Aliments des Insectes

La nourriture des Insectes est très variée. Ces Animaux s'attaquent à toutes sortes de matières organiques, y compris à des matériaux aussi peu nutritifs que le bois, la laine et les Bactéries du pétrole. Certains sucent la sève des Végétaux ou piquent les Animaux pour en prendre le sang ; d'autres mangent les feuilles, les Champignons, ou bien attaquent des proies vivantes, telles que d'autres Insectes et des vers de terre, etc. La variété de leurs régimes alimentaires est reflétée d'une part dans la diversité des pièces buccales, d'autre part dans la grande variabilité de structure du tube digestif et dans la richesse en enzymes digestives.

Si certaines espèces *polyphages,* comme les blattes, mangent à peu près de tout, d'autres espèces ont un régime plus strict ; ce sont des *monophages,* qui n'attaquent qu'une seule plante ou un seul Animal (par exemple, le ver à soie ne consomme que le mûrier), ou bien des *oligophages,* dont le choix se limite à un petit nombre d'espèces généralement voisines. Parmi de tels cas, qui sont rares, on peut citer le doryphore, qui consomme surtout de la pomme de terre, et s'attaque parfois à la tomate ou à quelques autres plantes de la famille des Solanacées ; des changements de régime peuvent survenir, surtout chez les Insectes phytophages. La vigne, qui, à l'état naturel, a peu d'ennemis, est attaquée aujourd'hui par des espèces qui vivaient autrefois sur des *Galium* et des *Epilobium*. C'est le cas de l'altise *Haltica lythri* qui vit sur les Lythracées et les Onagrariées et qui a formé une race inféodée à la vigne, la race *ampelophaga*.

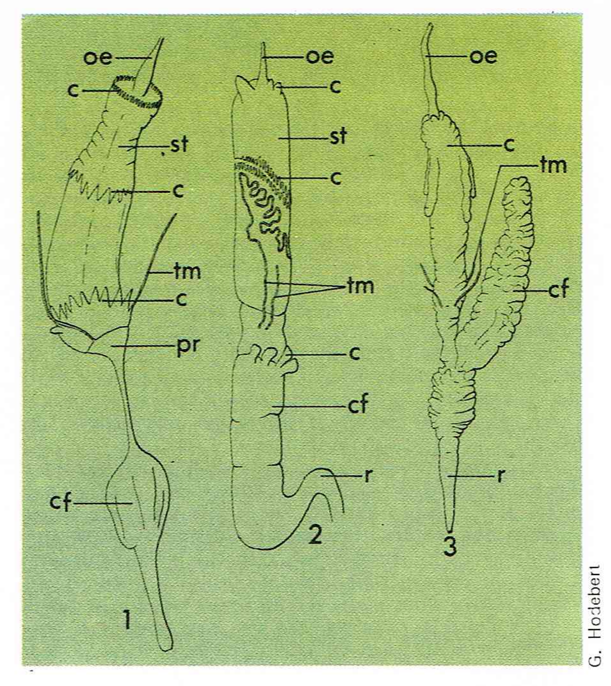
Facteurs réglant le choix de la nourriture

Quels sont les facteurs qui déterminent le choix de la nourriture et quels sont ceux qui déclenchent la prise de nourriture ? C'est surtout chez les Insectes phytophages que la réponse à ces questions a été recherchée, et cela est dû à des préoccupations d'ordre agronomique. Le mécanisme de la prise de nourriture peut être décrit comme une suite de comportements stéréotypés et hiérarchisés. L'Insecte se dirige vers la plante qui lui convient et commence à manger en pratiquant les premières morsures. La découverte de la nourriture peut être due au hasard, comme dans le cas des pucerons ailés entraînés par le vent, ou bien à la sélection préalable par la femelle, qui ne pond ses œufs que sur une plante qui conviendra à ses descendants. Elle peut aussi s'effectuer grâce à des stimuli visuels ou thermiques, comme chez les Insectes piqueurs. C'est souvent l'odeur qui joue le rôle attractif. Ainsi, l'odeur caractéristique des feuilles de mûrier, qui est due à divers produits (citral, hexenol, linalol), attire la chenille du *Bombyx* à une distance de quelques millimètres.

Chez les Insectes piqueurs de Mammifères, l'attraction vers l'hôte est également due à des stimuli olfactifs ; les produits en cause sont des dérivés de l'ammoniaque et de l'indol, qui sont aussi des attractifs et des stimulants de la ponte chez plusieurs mouches de la viande. La fourmi *Solenopsis saevissima* est attirée par l'acide linoléique et divers sucres.

Chez les moustiques, l'orientation vers l'hôte à piquer est provoquée par des stimuli visuels, thermiques, olfactifs et la teneur en gaz carbonique. Pour le moustique *Aedes aegypti,* ce sont les odeurs issues de la peau et, en particulier, celle due à des acides aminés comme la lysine et celle de l'acide lactique, qui sont prépondérantes. La punaise *Rhodnius prolixus* recherche, pour sa part, des constituants des globules rouges, les nucléosides, qui stimulent le réflexe de succion et de remplissage du tube digestif. Il en est de même chez *Culex pipiens*. Chez le ver à soie, la morsure est déclenchée par la présence dans la feuille du mûrier de stérols, comme le sitostérol, ou d'alcools à longue chaîne. Ces substances sont appelées des *phagostimulants*. Le même rôle est joué par l'essence de moutarde, ou sinigrine, chez les Insectes qui mangent des Crucifères, et par l'hypéricine chez la chrysomèle du millepertuis. Une fois qu'il a commencé à manger, l'Insecte doit trouver d'autres produits qui l'incitent à continuer. Chez le ver à soie, par exemple, ce rôle est joué par divers sucres (sucrose, raffinose), ainsi que l'inositol et l'acide ascorbique. Il existe également chez les plantes des *phago-inhibiteurs,* qui empêchent la prise de nourriture. Tous ces facteurs expliquent le choix exclusif, par certains Insectes, de Végétaux déterminés.

Les besoins alimentaires sont parfois différents chez la larve et chez l'adulte. Beaucoup d'Hyménoptères, para-



▶ Représentation schématique, comparative, du tube digestif chez les Insectes mangeurs de bois ayant une chambre de fermentation dans l'intestin postérieur. Chez les larves de Coléoptères, Oryctes nasicornis *(1),* Dorcus parallelipipedus *(2). Chez la larve du Diptère* Tipula flavolineata *(3) : œ, œsophage ; st, stomodeum ; c, cæcums de l'intestin moyen ; tm, tubes de Malpighi ; pr, intestin postérieur ; cf, chambre de fermentation ; r, rectum.*
▼ A gauche, larves, et au milieu, imago du doryphore Leptinotarsa decemlineata. *Cet Insecte se nourrit surtout de pomme de terre et de quelques rares autres Solanacées. A droite, chenille de* Bombyx mori, *ou ver à soie, qui ne mange que le mûrier.*

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



A. Allegri

sites à l'état larvaire, deviennent floricoles et mangent du nectar, à l'état imaginal. Chez de nombreux bousiers (comme les *Aphodius*), les imagos utilisent les parties liquides des bouses et les Bactéries qui s'y trouvent, alors que les larves en consomment les parties solides.

La différenciation des régimes alimentaires entre espèces voisines peut parfois être très subtile. *Drosophila mulleri* et *D. aldrichi* ont des larves qui vivent dans les fruits du cactus *Opuntia lindheimeri*, où se développent en abondance des Bactéries et des Levures. Mais l'examen des contenus de leurs tubes digestifs respectifs montre que ces deux espèces ne consomment ni les mêmes Levures ni les mêmes Bactéries. Ainsi, on comprend qu'il puisse exister plus d'une centaine d'espèces de drosophiles dans une région restreinte : les régimes alimentaires étant très finement diversifiés, les espèces ne se font pas concurrence pour la nourriture.

Besoins alimentaires, rôle des symbiontes

Si les Insectes absorbent des aliments très variés, ils peuvent n'utiliser qu'une faible partie de ce qu'ils consomment. Par exemple, des Coléoptères qui avalent une grande quantité de bois pourri digèrent seulement les filaments mycéliens qui s'y trouvent.

Quels sont les besoins alimentaires des Insectes? La détermination des éléments indispensables est difficile, les chercheurs étant contraints de faire des élevages sur des milieux artificiels. Il est aussi obligatoire de travailler en milieu aseptique, car beaucoup d'espèces possèdent des symbiontes qui peuvent leur fournir les éléments manquant dans le régime.

Les Insectes, comme les Vertébrés, ont généralement besoin de protides, de glucides et de lipides. Cependant, il est possible de maintenir en vie pendant longtemps des papillons en leur donnant seulement du sucre. Beaucoup d'Insectes ont des besoins en acides aminés rappelant ceux des Mammifères; il faut leur fournir de la cystine, de la lysine, de l'arginine et du tryptophane. La teigne de la farine *(Ephestia)* doit trouver dans ses aliments des acides gras non saturés, tels les acides linoléique et linolénique, mais ce n'est pas le cas pour la plupart des autres espèces. Les Insectes sont incapables de fabriquer les stérols; leur régime doit donc contenir du cholestérol. Ils n'ont pas besoin des vitamines A et D et sont capables de fabriquer la vitamine C. Par contre, il leur faut des vitamines du groupe B; certains Ténébrionides comme le ver de farine exigent, en outre, une vitamine spéciale appelée B_T qui est un triacide aminé, la carnitine.

Cependant, ces données ne sont valables que pour des Insectes élevés en milieu stérile en l'absence de micro-organismes; en effet, beaucoup d'Insectes possèdent dans leur corps des *mycétomes*, amas de cellules spéciales qui contiennent de nombreux symbiontes pouvant constituer une source de vitamines. Ces mycétomes existent chez les poux, la punaise des lits, la glossine et chez de nombreux Diptères Pupipares, qui ne se nourrissent durant toute leur vie que de sang stérile prélevé sur l'hôte. Au contraire, les moustiques et les puces, dépourvus de mycétomes, n'absorbent pas seulement du sang mais aussi d'autres aliments qui leur apportent les vitamines nécessaires. Des expériences menées sur le pou ont permis de montrer que l'ablation du mycétome perturbe le métabolisme et la reproduction, mais qu'on peut rétablir à peu près les choses en ajoutant au régime alimentaire des extraits de Levure, qui apportent des vitamines.

Les symbiontes qui sont hébergés par les Coléoptères *Lasioderma* et *Sitodrepa* mangeurs de Végétaux jouent le même rôle; ces Insectes n'ont pas besoin de vitamine B, mais si on fait des élevages à partir d'œufs dont la surface a été stérilisée, les besoins en vitamines deviennent les mêmes que ceux des Insectes dépourvus normalement de symbiontes. Les punaises *Rhodnius* et *Triatoma* ont, quant à elles, l'intestin bourré d'Actinomycètes, qui sont des fournisseurs de vitamines.

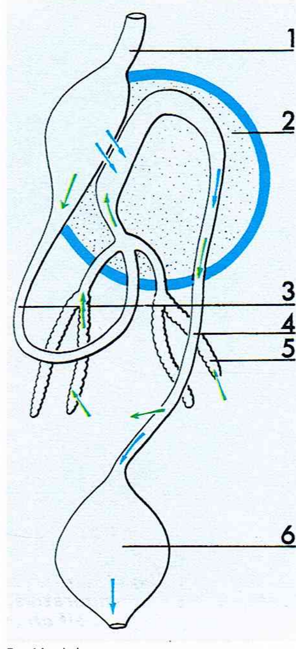
Les organismes symbiotiques peuvent aussi synthétiser d'autres substances que les vitamines. La drosophile et les blattes peuvent être élevées avec, comme seules sources d'azote, respectivement, des sels d'ammonium et du glycocolle. Il est bien certain que l'abondante flore intestinale (Levures et Bactéries) de ces Insectes réalise la synthèse d'éléments indispensables non fournis par l'alimentation. Les symbiontes jouent aussi un rôle dans l'utilisation d'aliments peu faciles à digérer, comme le bois.

Tube digestif

Le tube digestif comprend toujours trois parties : l'intestin antérieur, ou *stomodeum*, l'intestin moyen, ou *mésentéron*, et l'intestin postérieur, ou *proctodeum*. Le stomodeum et le proctodeum sont d'origine ectodermique et doublés intérieurement d'une cuticule mince, ou *intima*; l'intestin moyen, d'origine mésodermique, n'a pas de cuticule et est l'unique siège de la sécrétion des enzymes digestives, de la digestion et de l'absorption.

La variabilité du tube digestif, qui est en rapport avec les régimes alimentaires, est très grande. Chez les Insectes primitifs, ainsi que chez beaucoup de carnivores et de larves, le tube digestif est simple et presque rectiligne. Chez divers Coléoptères, Orthoptères, et chez les blattes, l'intestin antérieur se dilate pour former un jabot plus ou moins volumineux, dans lequel les aliments sont emmagasinés et partiellement attaqués par les enzymes digestives remontées de l'intestin moyen. Aussitôt après, vient un proventricule, dont le revêtement cuticulaire est épaissi pour former des dents qui achèvent de triturer les aliments avant de les laisser passer dans l'intestin moyen.

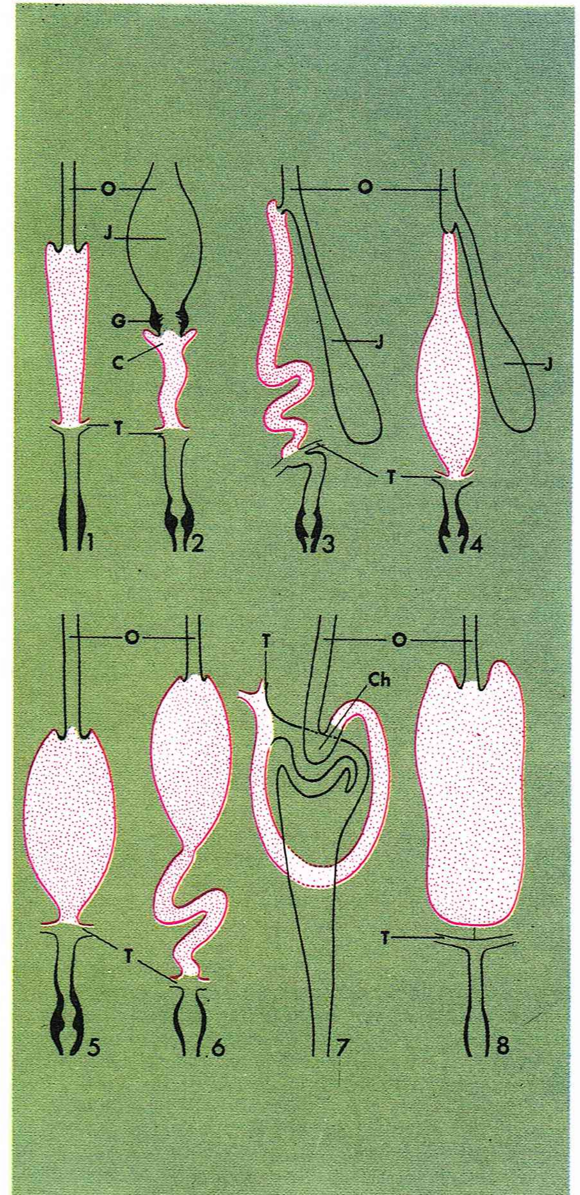
Chez les Diptères supérieurs, comme la mouche domestique, le jabot a la forme d'un diverticule plus ou moins long; les aliments y sont mélangés à la salive et partiellement digérés avant d'être transférés à l'intestin moyen, long et contourné. Chez les punaises suceuses de sang *(Cimex, Rhodnius)*, le jabot est volumineux, mais il est formé par l'intestin moyen; la nourriture, très fluide, y est concentrée par élimination de liquide, et la digestion se



G. Hodebert

▲ Représentation schématique du tube digestif chez une cochenille suceuse de sève. Flèches bleues : chemin suivi par l'eau; flèches vertes : chemin suivi par les substances dissoutes; 1 - partie antérieure de l'intestin moyen; 2 - chambre filtrante; 3 - intestin moyen; 4 - intestin postérieur; 5 - tubes de Malpighi; 6 - ampoule rectale.

G. Hodebert



◄ Quelques types de tubes digestifs chez les Insectes. L'intestin antérieur et l'intestin postérieur sont en traits épais, l'intestin moyen est en pointillé : O, œsophage; J, jabot; G, gésier, C, cæcums de l'intestin moyen; Ch, chambre filtrante; T, tubes de Malpighi représentés seulement par leur arrivée; 1 - Insectes primitifs et nombreuses larves; 2 - Orthoptères, Odonates, de nombreux Coléoptères; 3 - Diptères supérieurs; 4 - Lépidoptères et de nombreux Diptères; 5 - puces et poux; 6 - Hétéroptères; 7 - Homoptères; 8 - larves de fourmilions et d'Hyménoptères Apocrites.

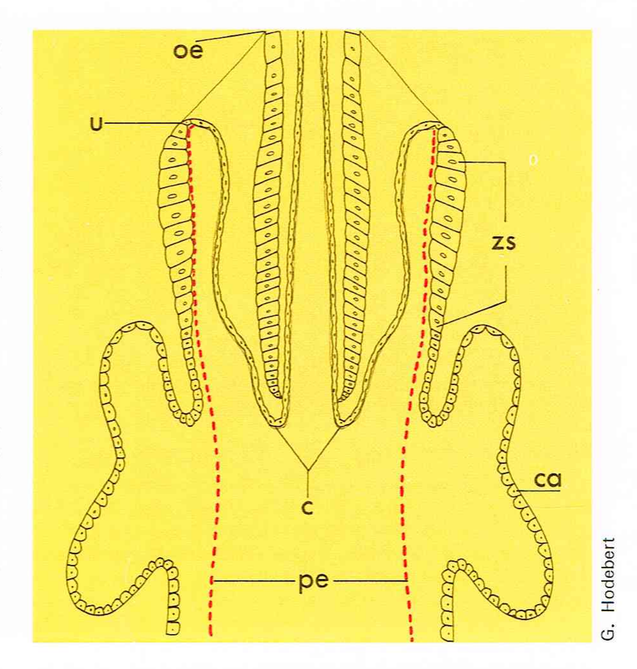

A. Margiocco

fait dans la partie suivante longue et étroite. Chez les Homoptères suceurs de sève, comme les cochenilles, le mécanisme d'élimination de l'eau est plus perfectionné; c'est par une chambre filtrante que l'intestin postérieur vient au contact de la partie antérieure de l'intestin moyen; dans cette chambre filtrante, les parois du tube digestif sont minces et perméables et les liquides inutiles peuvent ainsi passer directement dans l'intestin postérieur, d'où ils sont souvent expulsés sous la forme de productions sucrées, comme la manne ou le miellat. Une particularité curieuse caractérise les larves d'Hyménoptères Apocrites et de divers fourmilions : avant la nymphose, l'intestin moyen est sans communication avec l'intestin postérieur; les résidus de la digestion s'accumulent dans l'estomac, qui se vide seulement juste avant la nymphose.

Chez les Insectes qui ont une nourriture pauvre en substances assimilables, on observe un grand allongement du tube digestif. Chez un Scarabéide coprophage comme *Scarabaeus*, l'intestin moyen fait huit à neuf boucles dans la cavité abdominale et le tube digestif peut atteindre quatre fois la longueur du corps.

Chez les larves d'Insectes xylophages, l'intestin postérieur porte un diverticule plus ou moins volumineux, qui est une chambre de fermentation dans laquelle des débris de cellulose sont attaqués par les Bactéries symbiotiques. Des cryptes à symbiontes existent dans l'intestin moyen des larves de Cérambycides et dans celui des femelles de punaises du genre *Dysdercus*. Les termites inférieurs, comme les *Eutermes*, digèrent la cellulose grâce aux Flagellés et aux Bactéries symbiotiques logés dans une dilatation de leur intestin postérieur, la panse rectale. Chez les termites supérieurs (famille des Termitidae), il n'y a que des Bactéries, logées également dans une panse rectale, qui, dans le cas de *Microcerotermes edentatus*, occupe le milieu de l'intestin postérieur et non sa partie proximale.

Dans la cavité buccale débouchent les *glandes salivaires*. Les plus développées sont les glandes labiales, qui s'ouvrent dans une poche ventrale, la poche salivaire, ou *salivarium*, située à la base de l'hypopharynx. Les glandes labiales sont absentes chez la grande majorité des Coléoptères. Il existe parfois des glandes mandibulaires chez les abeilles et les fourmis. Les glandes salivaires contiennent souvent des enzymes pouvant agir soit en dehors du corps, comme chez les pucerons, dont la salive attaque l'amidon des plantes, soit dans le tube digestif, après que les aliments sont absorbés. Dans certains cas, les glandes salivaires n'ont plus aucun rapport avec la nutrition; elles peuvent être modifiées pour



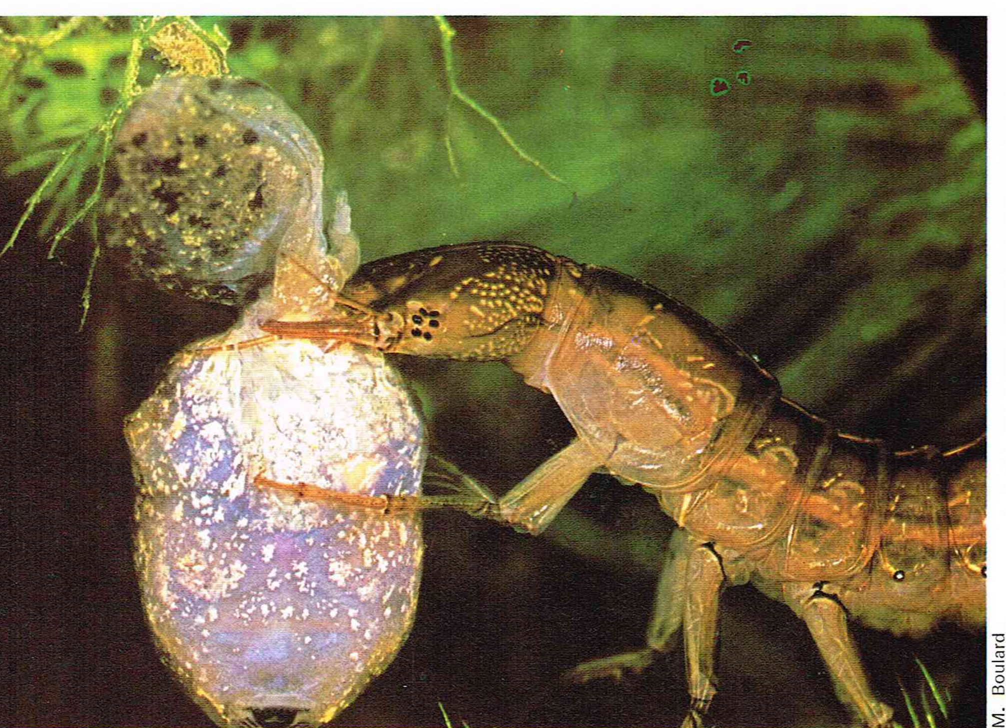
G. Hodebert

la production de soie chez les Lépidoptères, ou de phéromones chez les fourmis, etc. Beaucoup de Coléoptères prédateurs, comme les carabes et les dytiques, sont dépourvus de glandes salivaires et rejettent par la bouche les sécrétions de leur intestin moyen, ce qui leur permet de digérer leurs proies à l'extérieur; ils absorbent ensuite les liquides produits. Ce procédé est appelé la digestion extra-orale.

Membrane péritrophique. La paroi de l'intestin moyen des Insectes est revêtue d'un épithélium constitué par des cellules qui sécrètent les enzymes digestives. Ces cellules s'usent et l'épithélium est le siège d'une rénovation continuelle; celle-ci est assurée par des cellules de remplacement dont la position est variable; elles sont situées soit à la base de l'épithélium, et ce sont alors des cellules basales ou interstitielles, soit dans des cryptes de régénération. En général, il n'y a qu'un seul type cellulaire et ce sont les mêmes cellules qui assurent la production des enzymes et l'absorption des produits de la digestion. Cependant, chez les chenilles de Lépidoptères et, en particulier, chez celles des Tinéidés, il existe des cellules cylindriques et des cellules en forme de bouteille; les premières absorbent les produits de la digestion des protides et les secondes ont uniquement un rôle sécrétoire.

L'absorption de l'eau est souvent effectuée dans l'intestin postérieur. Dans l'ampoule rectale de certains Insectes comme le Diptère *Aedes detritus*, il existe des cellules spéciales, groupées en glandes rectales, qui ont une fonction absorbante. On a pu le confirmer récemment grâce à l'emploi simultané de méthodes physico-chimiques et de la microscopie électronique. Les cellules de ces glandes anales ont la même ultrastructure que les cellules de l'appareil excréteur des Vertébrés, mais leur polarité est inversée. Elles ont donc effectivement le caractère de cellules absorbantes, aussi bien pour l'eau que pour des ions comme le sodium, le potassium et le chlore.

L'épithélium intestinal est entouré de fibres musculaires internes et de fibres lontitudinales externes. Dans l'intestin des Insectes, il n'y a jamais de cellules muqueuses qui assurent la lubrification et le glissement sans dommages des aliments le long des parois, comme c'est le cas chez les Vertébrés. C'est Lyonet qui découvrit, en 1762, comment sont protégées les cellules intestinales. Elles sont isolées du contenu de l'intestin par une membrane péritrophique qui entoure les aliments en voie de digestion et qui remplace le mucus. Cette membrane est mince et perméable aux enzymes et aux produits de la digestion; elle est constituée de chitine et d'une protéine, et elle est fabriquée par des cellules spéciales, situées dans la région qui est à la limite de l'intestin antérieur et l'intestin moyen. La membrane péritrophique manque chez beaucoup d'Hémiptères qui ont une nourriture liquide; elle est aussi absente chez les Tabanides, les puces et les poux, qui sucent le sang.


M. Boulard

▲ En haut, larves et ouvrières aptères, et sexué ailé du termite* Calotermes flavicollis. *Les termites sont des mangeurs de bois; en bas, une larve de dytique attaquant un têtard. Les larves de dytiques sont des prédateurs pratiquant la digestion extra-orale.



G. Mazza



G. Mazza

◀ *Les Anobiidae sont des mangeurs de bois. Ces deux illustrations montrent, à droite, les dégâts causés par les larves, et à gauche, une de ces larves très agrandie.*

Enzymes digestives

Comme chez tous les Animaux, les enzymes digestives varient en fonction du type de nourriture. Les omnivores comme les blattes ont des protéases, des lipases, et des enzymes attaquant les glucides : l'amylase, la saccharase et la maltase. Chez les Carabidés carnivores, les enzymes attaquant les glucides sont rares et peu actives, alors que les protéases et les lipases dominent. Il faut signaler que les Insectes peuvent absorber des substances à poids moléculaire assez élevé; dans le cas des protéines, la digestion n'a pas besoin d'être poussée jusqu'au stade des acides aminés. La punaise *Rhodnius prolixus* peut absorber une partie de l'hémoglobine de son alimentation sans digestion préalable; chez *Platymeris,* ces protides, sous la forme de peptides, peuvent traverser l'épithélium du mésentéron.

Certains Insectes peuvent digérer des substances peu attaquables; ainsi, chez les larves de *Lucilia,* le collagène des protéines animales est hydrolysé par la collagénase; *Galleria mellonella,* la teigne des ruches, digère tous les constituants de la cire, c'est-à-dire les alcools, les acides gras et les esters à poids moléculaire élevé, à l'exception des paraffines. On a longtemps cru que les chenilles de *Tineola,* la teigne des vêtements, avaient des enzymes capables de digérer la kératine, qui est le constituant principal de la laine; les travaux récents montrent qu'il n'en est rien. Cependant, il règne dans l'intestin de *Tineola* des conditions physico-chimiques telles (pH très alcalin de l'ordre de 10 et potentiel d'oxydo-réduction très bas) que les molécules de kératine sont dissociées, leurs ponts disulfures très stables étant coupés selon la réaction :

$$R\text{-}S\text{-}S\text{-}R \rightarrow R\text{-}SH + R\text{-}SH$$

Les protéinases peuvent ensuite agir sur les chaînes polypeptidiques R-SH isolées. La connaissance de ces mécanismes d'attaque de la kératine a permis de mettre au point une méthode de protection de la laine contre les mites : on rend les ponts disulfures plus stables, en utilisant un radical organique comme le dibromure de triméthylène; on obtient alors des dérivés de la kératine de formule $R\text{-}S\text{-}(CH_2)_3\text{-}S\text{-}R$. Les laines ainsi traitées sont beaucoup moins attaquées que les laines normales.

De nombreux Insectes mangent des feuilles ou du bois et le processus de la digestion de la cellulose a donc un grand intérêt. Chez les Insectes, le plus souvent, la cellulose reste intacte ainsi que la lignine. Par contre, les mangeurs de bois peuvent utiliser la cellulose et parfois aussi la lignine. Le bois est composé principalement de cellulose (de 40 à 60 %), d'hémicelluloses et de lignine (de 18 à 38 %); les sucres solubles, l'amidon, les protéines et les autres substances ne représentent donc, au maximum, qu'un faible pourcentage dans la composition du bois. Beaucoup d'Insectes xylophages utilisent uniquement les sucres solubles, l'amidon et les protéines et sont donc obligés d'avaler de grandes quantités de bois pour trouver assez de nourriture. A ce groupe appartiennent les Coléoptères Scolytides, les Bostrychides et les Lyctides.

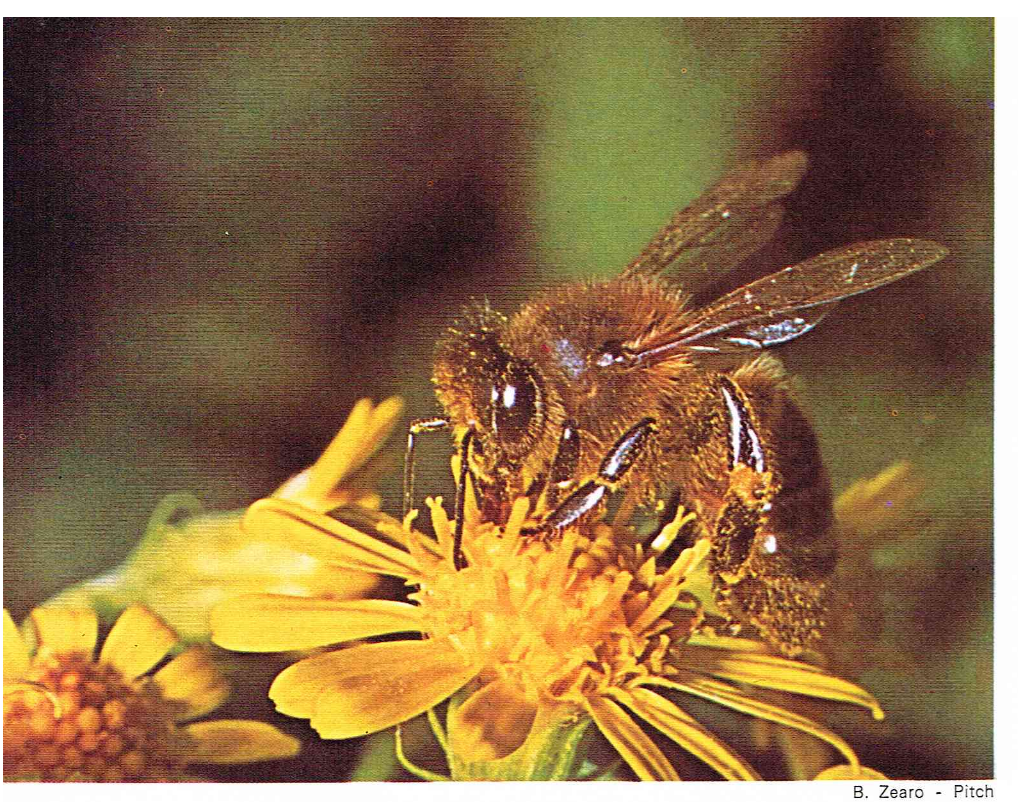
Les Insectes qui digèrent la cellulose peuvent le faire grâce à la possession d'une enzyme, la cellulase, qui hydrolyse la cellulose en cellobiose; une cellobiase transforme ensuite le cellobiose en glucose. Seuls un Thysanoure, *Ctenolepisma lineata,* et divers Coléoptères (Cérambycides, Anobides, Buprestides) produisent eux-mêmes la cellulase. Les autres Insectes font appel à des symbiontes et utilisent le bois mieux que les premiers. Leur pouvoir de digestion est grand (il semble que ce soit là une caractéristique de tous les Animaux qui attaquent la cellulose à l'aide de symbiontes; un rendement aussi intense dans l'attaque de la cellulose se retrouve chez les Mammifères Ruminants). Dans cette catégorie on trouve les termites, qui hébergent dans leur intestin des Bactéries, seules ou accompagnées de Flagellés, des blattes comme *Cryptocercus punctulatus,* qui possède des Flagellés intestinaux, des Lépidoptères comme la chenille de *Cossus cossus,* dans le tube digestif de laquelle vivent des Bactéries et divers Champignons (*Mucor* et *Fusarium*), des Coléoptères Scarabéides appartenant aux familles des Lucanides, des Cétonides *(Osmoderma, Potosia)* et des Dynastides *(Oryctes),* qui hébergent des Bactéries (en particulier *Bacillus cellulosae fermentans*) capables d'attaquer la cellulose et en plus de fixer l'azote de l'air. En outre, les Flagellés des termites sont capables de dégrader la lignine. Chez de « faux xylophages », il peut y avoir une symbiose externe. Quant aux *Sirex,* ils infestent leurs galeries avec les spores d'un Champignon qui se développe en attaquant le bois; la larve de *Sirex* mange ensuite le Champignon.

◀ *Page ci-contre à droite, zone de formation de la membrane péritrophique chez un Diptère Nématocère. La région appelée* **cardia** *constitue la limite entre l'intestin antérieur et l'intestin moyen; c, intima du mésentéron; ca, cæcums; oe, œsophage; pe, membrane péritrophique; u, point d'union de l'intestin antérieur et de l'intestin moyen; zs, zone de cellules en colonne sécrétant la membrane péritrophique.*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▼ *La chenille de* **Cossus cossus** *attaque le bois qu'elle digère ensuite grâce à de nombreux symbiontes.*



B. Zearo - Pitch

▲ ***Chez les abeilles, ici* Apis mellifica, *le tréhalose peut être la source principale d'énergie.***

Tissu adipeux et réserves

Les Insectes possèdent un tissu adipeux, ou corps gras, qui occupe une bonne partie de la cavité générale et qui dérive du mésoderme. Son rôle le plus important est celui de réserve, aussi bien de lipides que de glycogène ou de protéines. Ces réserves peuvent être mobilisées, chez la larve lors de la mue ou de la nymphose, pour la production d'œufs chez la femelle, ou encore pour l'hibernation. Chez la drosophile, les réserves du tissu adipeux sont utilisées au cours des vols. Dans le corps gras sont distribuées des cellules spéciales, les *œnocytes,* qui semblent jouer un rôle dans le métabolisme intermédiaire; elles sont, en particulier, spécialisées dans la production de certaines parties de la cuticule, comme la cire épicuticulaire. On trouve aussi dans le corps gras des cellules à urates qui accumulent l'acide urique et qui fonctionnent donc comme un rein d'accumulation.

Métabolisme

Dans ses grandes lignes, le métabolisme des Insectes suit celui des autres Animaux; on y retrouve le cycle de Krebs, la glycolyse, etc. Peu de particularités sont à signaler, mais il faut noter que seulement quelques dizaines d'espèces ont été étudiées parmi un million d'espèces existantes dont certaines ont une biologie très particulière, ce qui retentit peut-être sur les processus du métabolisme.

Les glucides sont stockés sous la forme de glycogène et de tréhalose; ce dernier sucre est un disaccharide non réducteur qui joue un grand rôle chez les Insectes. On le trouve en effet à des concentrations supérieures à celles que l'on observe chez tous les autres Invertébrés. Le tréhalose peut être la source principale d'énergie, comme c'est le cas chez l'abeille; il est hydrolysé en glucose par une enzyme, la tréhalase.

Les données sur le métabolisme azoté sont rares. Cependant, comme chez les Crustacés, on note une concentration élevée de l'hémolymphe en acides aminés libres. Ces acides aminés jouent un rôle important dans le maintien de la pression osmotique du milieu intérieur. Les concentrations en proline et en tyrosine varient beaucoup, ce qui est lié au rôle joué par ces deux substances dans la formation de la cuticule. Le point terminal du catabolisme azoté est le plus souvent l'acide urique, parfois l'allantoïne ou l'urée.

Les lipides sont stockés dans le corps gras. Chez le papillon *Hyalophora cecropia* l'énergie nécessaire à la contraction des muscles du vol est fournie uniquement par ces réserves lipidiques. Dans ce dernier cas, le quotient respiratoire (rapport de la quantité de gaz carbonique rejeté à la quantité d'oxygène absorbé) atteint jusqu'à 7,5 alors que, lorsque ce sont des glucides qui sont brûlés, il est égal à 1. Comme chez les autres Animaux, l'essentiel des stocks de lipides est formé de triglycérides. Les Insectes sont incapables de synthétiser les stérols mais ils peuvent fabriquer des terpènes. La présence de certains acides gras spéciaux, de l'hormone juvénile et de l'hormone de mue suggère l'existence de voies du métabolisme spéciales aux Insectes; ces dernières ne sont cependant pas encore élucidées.

Le métabolisme énergétique d'un Insecte peut atteindre des taux élevés. Pour une température de 18 °C, l'abeille consomme 30 mm³ d'oxygène par gramme et par minute lorsqu'elle est au repos et jusqu'à 1 450 mm³ en vol, soit un rapport de 1 à 48 alors que, chez l'homme, le métabolisme respiratoire n'augmente que de dix à douze fois durant l'effort.

Les Insectes sont très résistants au manque d'oxygène, car ils peuvent réaliser un métabolisme anaérobie. En l'absence d'oxygène, ils accumulent des métabolites non oxydés comme l'acide lactique, et leur hémolymphe devient alors très acide. Lorsque l'oxygène est à nouveau présent, sa consommation est très élevée pendant le temps nécessaire à l'élimination des produits accumulés. Chez *Gastrophilus,* une mouche dont les asticots vivent dans l'estomac du cheval, cette vie anaérobie est devenue normale. Cet Insecte peut résister pendant dix-sept jours à l'absence d'oxygène. Il n'accumule pas d'acide lactique mais il semble capable de transformer ses réserves de glycogène en lipides et d'utiliser l'oxygène libéré par cette réaction pour la production d'énergie. La même possibilité de métabolisme anaérobie existe chez *Chironomus bathiphilus* et *C. thumni,* qui vivent dans les zones profondes des lacs, où l'oxygène est rare ou absent.

Un aspect particulier de l'étude du métabolisme est la détermination de la quantité d'aliments absorbés et de leur taux d'utilisation digestive. Une première constatation s'impose : les populations d'Insectes ne sont pas assez nombreuses, sauf dans de rares cas de pullulations, pour consommer toute la nourriture disponible; une étude effectuée à l'aide de radio-éléments a montré que chaque larve du Chrysomélide *Chrysomela knabi,* qui vit sur le saule, consomme chaque jour de 7 à 16 mg de matière végétale sèche. Cette étude, étendue aux quatre cents espèces vivant aux dépens de la végétation d'un lac asséché, a permis d'estimer la consommation journalière moyenne à 0,77 mg de Végétal par gramme d'Insecte et par jour; comme la biomasse totale des Insectes était évaluée à 300 mg par mètre carré (en poids sec), la consommation totale de Végétaux se montait à 23 grammes par mètre carré pour une période d'activité de cent jours par an. Or, la biomasse végétale était de l'ordre de 600 grammes par mètre carré. Les Insectes ne consommaient donc que 4 % de la nourriture disponible.

Le *coefficient de digestibilité* d'un aliment, calculé selon la formule :

$$\frac{\textit{poids de nourriture ingérée} - \textit{poids des excrétats}}{\textit{poids de nourriture ingérée}} \times 100$$

varie beaucoup d'un Insecte à l'autre. Il est de 20 % chez la piéride du chou, de 62 % chez le phasme *Carausius morosus* élevé sur du lierre, et de 95 % chez la blatte *Blatta orientalis* nourrie de lait en poudre additionné de levure et de cholestérol.

On peut aussi calculer le *rendement écologique de croissance,* qui exprime l'aptitude d'une espèce à former des tissus nouveaux à partir d'une quantité donnée d'aliments. Ce rapport varie en fonction de la nature des aliments. Chez l'Homoptère *Philaenus spumarius,* il varie de 4,8 %, pour une population vivant dans un champ abandonné où poussent surtout des mauvaises herbes, à 16 %, dans une luzernière, qui constitue un milieu bien plus riche au point de vue alimentaire.

On a pu déterminer, chez le ver à soie, le *budget énergétique total* aux divers stades du développement. Chez le mâle, la nourriture ingérée, depuis le stade de l'éclosion de l'œuf jusqu'à la mort, correspond à l'équivalent de 13,13 kcal, dont 58,8 % sont perdus sous la forme d'excréments. L'énergie métabolisée, soit 5,42 kcal, est en partie dissipée sous la forme de chaleur nécessaire à la respiration, et en partie sous la forme de travail (déplacements de la larve et prise des aliments). En outre, les exuvies larvaires et le tissage du cocon de nymphose représentent l'équivalent de 1,25 kcal. Finalement, le papillon adulte ne représente que l'équivalent de 1,49 kcal, soit un rendement de 11 % par rapport à la totalité de la nourriture ingérée. Chez la femelle, le rendement est de 12 % (la production d'œufs représente 0,07 % de la nourriture ingérée).

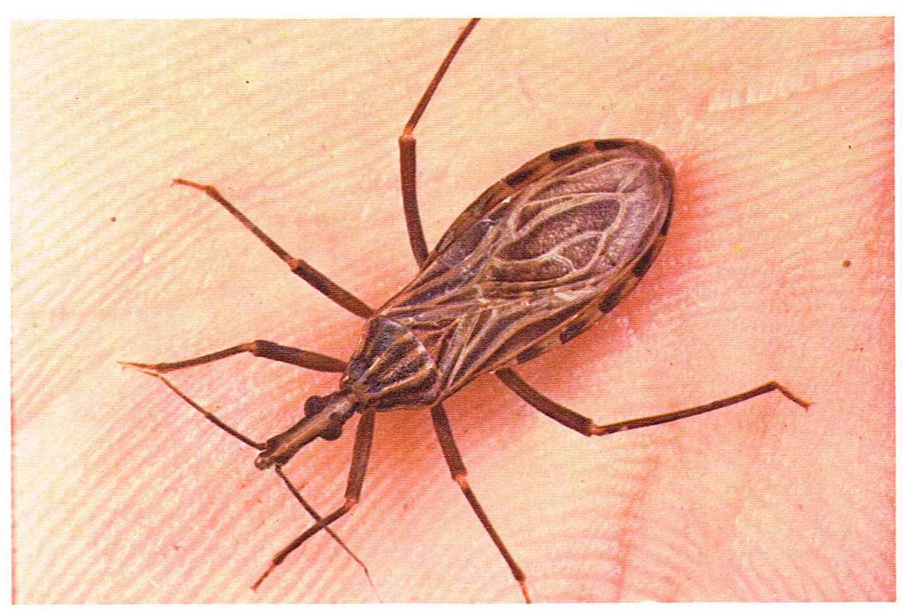
Excrétion et métabolisme de l'eau

A la limite de l'intestin moyen et de l'intestin postérieur, débouchent les *tubes de Malpighi*, qui servent de reins aux Insectes et sont au nombre de deux à quatre chez les Hémiptères, de quatre chez les Diptères, de six chez beaucoup de Coléoptères, et de plusieurs centaines chez les Orthoptères. Ce sont des tubes fermés à leur extrémité proximale et qui baignent dans l'hémolymphe d'où ils extraient les déchets du métabolisme : acide urique, urée, oxalate de calcium, etc. Le produit présent dans les tubes de Malpighi forme une urine très variable d'aspect, liquide ou visqueuse, claire ou colorée.

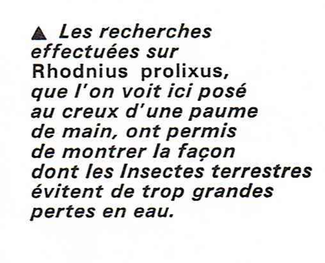
Les tubes de Malpighi jouent aussi un rôle important dans l'économie de l'eau. Pour éviter de trop grandes pertes en eau, les Insectes rejettent le plus souvent leurs déchets azotés sous la forme d'acide urique solide. Mais beaucoup d'espèces aquatiques qui n'ont pas besoin d'économiser l'eau, comme les larves de *Sialis*, de Trichoptères et d'Odonates, éliminent l'azote sous la forme ammoniacale, qui nécessite beaucoup d'eau pour être diluée à cause de sa toxicité. Ces Insectes reviennent à une excrétion sous forme d'acide urique quand ils atteignent le stade de la vie aérienne imaginale.

Des recherches effectuées sur *Rhodnius prolixus* ont permis de montrer la façon dont l'eau est économisée chez les Insectes terrestres. Chaque tube de Malpighi comprend une partie proximale translucide, remplie de liquide, et une partie distale opaque, bourrée de grains d'acide urique. Ces deux régions ont des structures histologiques très différentes, bien révélées par la microscopie électronique. Le segment proximal possède des cellules polarisées excrétrices, et le segment distal des cellules polarisées en sens inverse et donc absorbantes. Le segment proximal excrète une solution acide d'urates de sodium et de potassium ; le segment distal absorbe une grande partie de l'eau et des bases sous la forme de carbonates, ce qui provoque la précipitation de l'acide urique. Il y a ainsi une circulation continue d'eau et de bases constamment recyclées.

La larve de *Tenebrio molitor* peut rejeter des excréments complètement déshydratés ; cette remarquable économie d'eau lui permet de vivre dans des milieux très secs. Les tubes de Malpighi, au nombre de six, sont accolés par leur partie proximale à la paroi du rectum. A ce niveau, est située une zone que l'on peut assimiler à un rein ; elle est formée par l'extrémité des tubes de Malpighi, la paroi du rectum, et une membrane imperméable à l'eau ainsi qu'aux sels minéraux, et qui enveloppe le tout. Ce système est connu sous le nom de *cryptonéphridisme*. Des cellules particulières, dites en coupole ou encore *leptophragmes*, se trouvent dans la paroi des tubes de Malpighi. Elles sont



J. Carayon

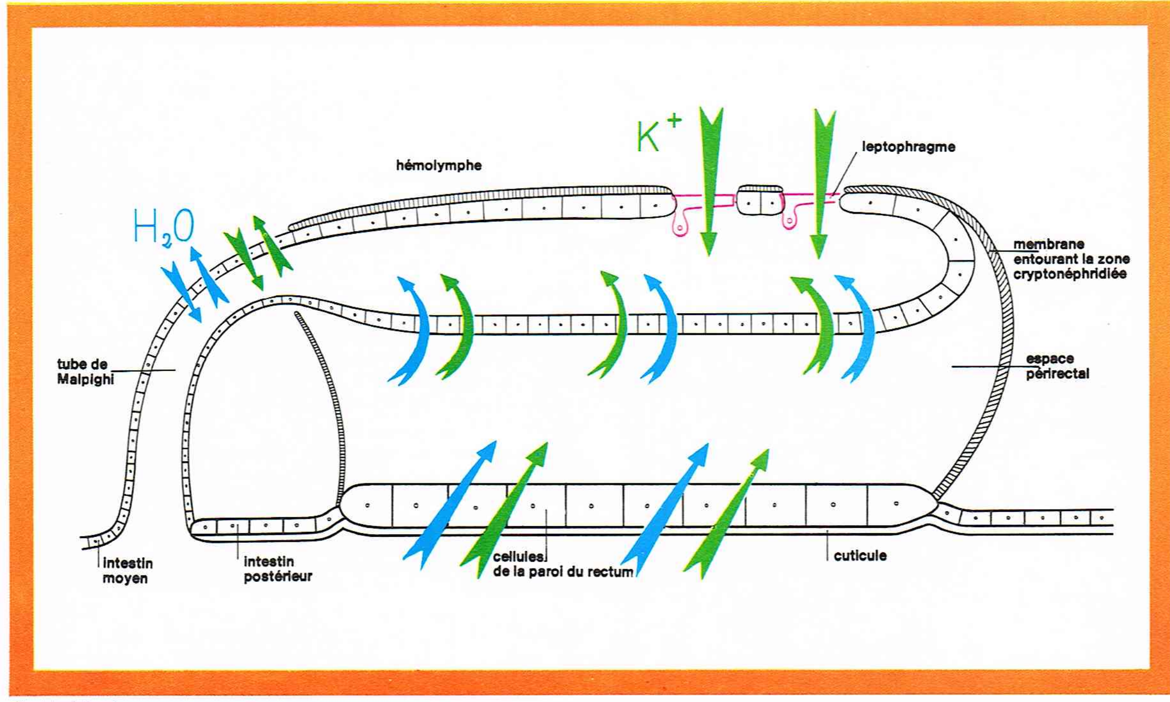


▲ *Les recherches effectuées sur* **Rhodnius prolixus**, *que l'on voit ici posé au creux d'une paume de main, ont permis de montrer la façon dont les Insectes terrestres évitent de trop grandes pertes en eau.*



A. Margiocco

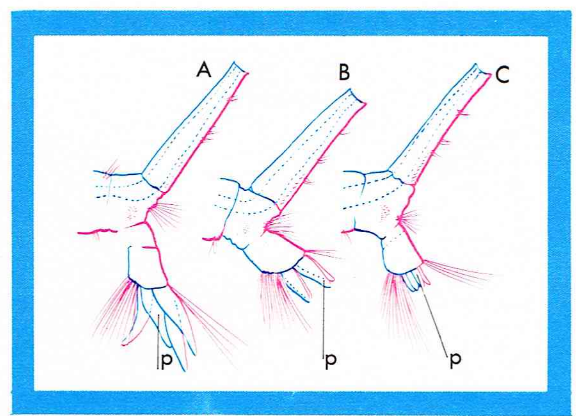
◀ *Larve du Coléoptère Ténébrionide* **Tenebrio molitor** *; cette larve peut vivre dans les milieux très pauvres en eau, grâce à la disposition particulière de ses tubes de Malpighi (cryptonéphridisme).*



G. Hodebert

◀ *Représentation schématique de la cryptonéphridie de* **Tenebrio molitor** *: flèches vertes, passage de substances dissoutes ; flèches bleues, passage de l'eau ; K^+, passage du potassium absorbé par les leptophragmes.*

▶ *Extrémité postérieure de la larve de* Culex pipiens, *montrant les variations de taille des papilles anales (p) : A, quand l'Insecte est élevé dans de l'eau distillée ; B, dans de l'eau contenant 0,006 % de chlorure de sodium ; C, dans de l'eau contenant 0,65 % de chlorure de sodium.*

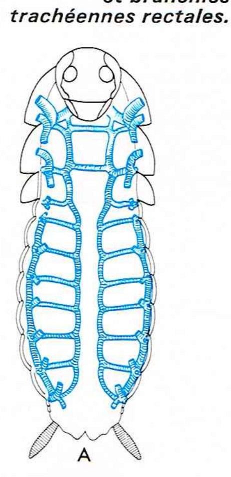


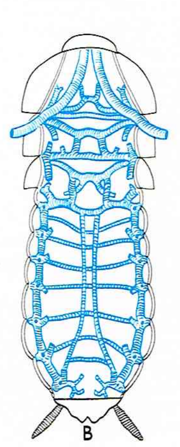
G. Hodebert

fortement chargées en chlorures. L'espace périrectal renferme, surtout dans sa partie postérieure, un liquide, dont la pression osmotique élevée est due à une substance protéique très concentrée. Ce caractère permet le passage de l'eau et des sels minéraux arrivant du rectum et assure la déshydratation des excréments ainsi que la récupération des sels minéraux. L'eau et les sels repassent ensuite dans la partie distale des tubes de Malpighi, d'où ils reviennent dans l'intestin moyen. Il existe donc un circuit fermé économisant l'eau et les sels minéraux. Le contenu des tubes de Malpighi est à la même pression osmotique que celui de l'espace périrectal ; il augmente de l'avant vers l'arrière. Les leptophragmes contribuent à maintenir cette pression osmotique élevée en prélevant des ions potassium dans l'hémolymphe, tout en restant imperméables à l'eau.

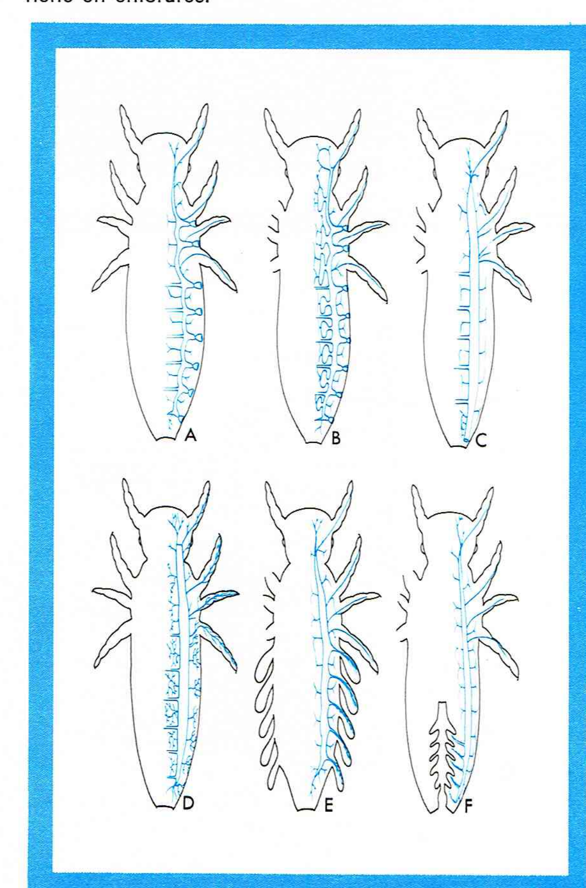
Si les Insectes qui vivent dans l'eau douce ne risquent pas de se déshydrater, ils peuvent perdre beaucoup d'ions importants, comme le chlore, le sodium et le potassium, car leur tégument est perméable à ces éléments. Chez les Culicides et d'autres Diptères Nématocères, il existe des papilles anales, dont le rôle est d'absorber dans l'eau les ions chlore. On a constaté, chez la larve de *Culex pipiens,* que ces papilles sont d'autant plus développées que l'Insecte est élevé dans une eau moins riche en chlorures.

▼ *A gauche, disposition des principaux troncs trachéens chez la blatte* Periplaneta *: A, vue ventrale ; B, vue dorsale ; à droite, schémas de quelques types d'appareils respiratoires chez les Insectes : A, trachées anastomosées ; B, trachées anastomosées et sacs aériens ; C, type métapneustique avec les stigmates terminaux, seuls fonctionnels ; D, trachées closes, respiration cutanée ; E, trachées closes et branchies trachéennes abdominales ; F, trachées closes et branchies trachéennes rectales.*





G. Hodebert



G. Hodebert

Respiration

Les Insectes, comme les Myriapodes, sont des trachéates ; ils respirent grâce à des tubes, ou trachées, qui s'ouvrent sur les côtés du corps par des stigmates. Ces trachées sont des invaginations de l'ectoderme ; elles sont formées d'une couche de cellules épithéliales revêtues intérieurement par une cuticule, doublée, le plus souvent, d'un mince ruban enroulé en spirale, la *ténidie,* dont le rôle est de maintenir les trachées ouvertes grâce à son élasticité. A chaque mue, la cuticule et la ténidie sont rejetées puisque ce sont des formations de nature cuticulaire. Les trachées se ramifient beaucoup et forment, sur les organes, des réseaux plus ou moins denses, suivant les besoins de ceux-là en oxygène. Lorsque les trachées atteignent environ 2 μ de diamètre elles se divisent en éléments plus fins ayant seulement de 0,6 à 0,8 μ de diamètre, les trachéoles, qui ont de 200 à 400 μ de longueur et se terminent en cul-de-sac. Les trachéoles sont des éléments endocellulaires qui contiennent, suivant les cas, un liquide ou de l'air et qui se développent à partir de cellules étoilées, ou trachéoblastes.

La disposition des trachées montre des traces de métamérisation. Le plus souvent, il existe deux gros troncs longitudinaux dans lesquels débouchent les troncs venus des stigmates et d'où partent d'autres trachées disposées comme les barreaux d'une échelle. Chez beaucoup d'Insectes menant une vie aérienne et volant activement (criquet, abeille, hanneton), des dilatations des trachées forment des sacs aériens volumineux logés dans diverses parties du corps. Le rôle principal de ces sacs est la ventilation du système respiratoire, leur remplissage et leur vidange dépendant des mouvements du corps. Les sacs aériens peuvent aussi contribuer à abaisser la densité du corps. Chez la larve aquatique de corèthre, il existe quatre grands sacs aériens qui fonctionnent uniquement comme des organes hydrostatiques, ce qui permet à cette larve de se maintenir à un niveau déterminé dans l'eau.

Principaux types d'appareils respiratoires

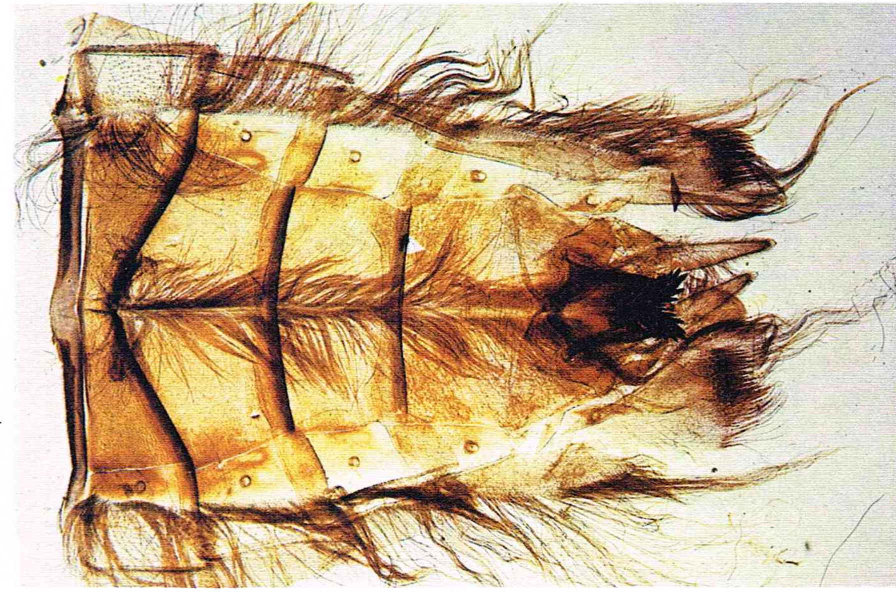
Les stigmates sont normalement placés sur les pleures des segments thoraciques et abdominaux, mais ce n'est pas toujours le cas. Ainsi, les stigmates abdominaux sont souvent situés sur la membrane unissant les tergites et les sternites ; les stigmates thoraciques sont en position intersegmentaire. Les stigmates prothoraciques sont fréquemment absents, ainsi que ceux du neuvième urite. Le nombre le plus fréquent est donc de deux paires de stigmates thoraciques et de huit paires de stigmates abdominaux fonctionnels.

Ce type, qualifié d'*holopneustique,* caractérise les imagos de nombreux ordres et certaines larves d'Hyménoptères. Beaucoup d'Insectes, dits *hypopneustiques,* ont une ou plusieurs paires de stigmates non fonctionnels ou disparus ; les Mallophages n'ont qu'une paire de stigmates thoraciques et six paires abdominales ; de nombreuses cochenilles possèdent seulement deux paires ; chez les Coléoptères Scarabéides et Curculionides en particulier, il manque fréquemment de un à trois stigmates postérieurs.

Dans le type *hémipneustique,* il n'y a plus que quelques stigmates fonctionnels. Ce type, fréquent chez de nombreuses larves, est subdivisé en trois catégories. Chez les espèces *péripneustiques,* les stigmates métathoraciques ne sont plus fonctionnels ; c'est le cas de nombreuses larves terrestres d'Holométaboles ; chez les espèces *amphipneustiques,* les seuls stigmates ouverts sont ceux du prothorax et du dernier urite ; c'est le cas chez beaucoup de larves de Diptères ; les espèces *propneustiques* n'ont que le stigmate du prothorax qui soit fonctionnel ; quelques familles de Diptères font partie de ce groupe ; enfin, les *métapneustiques* ne respirent que par la dernière paire de stigmates abdominaux ; dans ce type, on trouve les larves de Culicides et de Tipulides et les larves de Dystiscides. Cette tendance à la concentration de la fonction respiratoire à une extrémité du corps, qui existe dans les trois dernières catégories, est caractéristique des espèces vivant dans un milieu liquide ou semi-liquide.

Dans le type *apneustique,* le système trachéen est entièrement clos, ce qui est également une adaptation à la vie aquatique. L'oxygène pénètre dans l'organisme soit, chez certaines larves de Diptères comme les *Chironomus,*

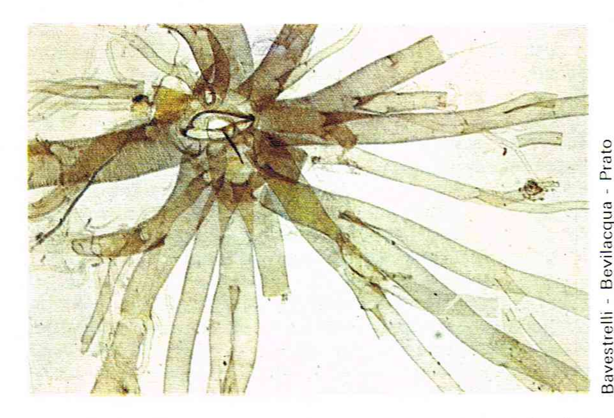




Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *A gauche, larve de* **Cossus cossus** *chez laquelle on observe nettement les stigmates respiratoires; à droite, abdomen de* **Notonecta glauca** *sur lequel les stigmates abdominaux et l'appareil reproducteur sont bien visibles (× 10 × 1,4).*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

◀ *Trachées issues d'un stigmate de* **Bombyx mori.**

par diffusion à travers l'ensemble de la cuticule, soit le plus souvent grâce à des branchies, dont la position et la structure sont très variables.

Structure des branchies

On distingue plusieurs types de branchies. Les plus répandues sont les *branchies trachéennes,* organes filiformes ou lamelliformes parcourus par des trachées et des trachéoles abondantes. Ces branchies se rencontrent en général sur l'abdomen des larves des Éphémères, des Névroptères de la famille des Sialides, des Planipennes du genre *Sisyra,* des Trichoptères, de Coléoptères Gyrinides, etc. Elles sont moins fréquentes sur le thorax et encore moins sur la tête (Éphémères du genre *Oligoneuria*).

Chez les larves d'Odonates Anisoptères, les branchies trachéennes sont en forme de lamelles logées dans le rectum; chez les Zygoptères, on trouve des branchies caudales et non des branchies trachéennes.

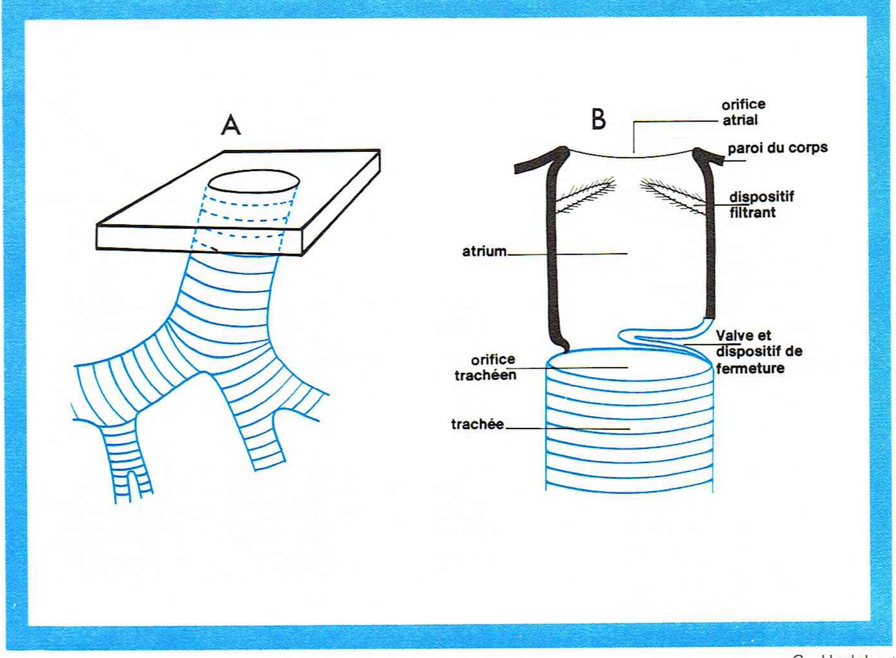
Les *branchies stigmatiques* sont des modifications des stigmates, ou de la paroi du corps avoisinante, ou encore des deux à la fois. Elles existent chez les nymphes des Coléoptères Psephénides et Torrenticolides et chez celles des Diptères Tipulides, Blépharocérides, Simulides, Deutérophlébides, toutes ces espèces vivant dans les eaux courantes rapides dont le niveau varie fréquemment. Elles peuvent souvent vivre en milieu aérien et y continuer leur développement; c'est pourquoi les branchies stigmatiques sont considérées comme des structures adaptées à la fois à la vie aquatique et à la vie aérienne. On a trouvé aussi des branchies stigmatiques chez les larves des Coléoptères Torrindicolidés, Hydroscaphidés et Sphaeridés. Chez ces larves, les branchies stigmatiques maintiennent à la surface du corps un « plastron » d'air dont la surface est relativement grande, ce qui facilite les phénomènes de diffusion gazeuse.

Les *branchies sanguines* sont des expansions tubulaires du corps, qui peuvent ne contenir que du sang, avec parfois de rares trachéoles. On les trouve chez des Trichoptères, des Chironomides et des Culicides, mais elles semblent ne jouer qu'un rôle négligeable dans la respiration. Chez les moustiques, elles constituent les papilles anales qui absorbent divers ions.

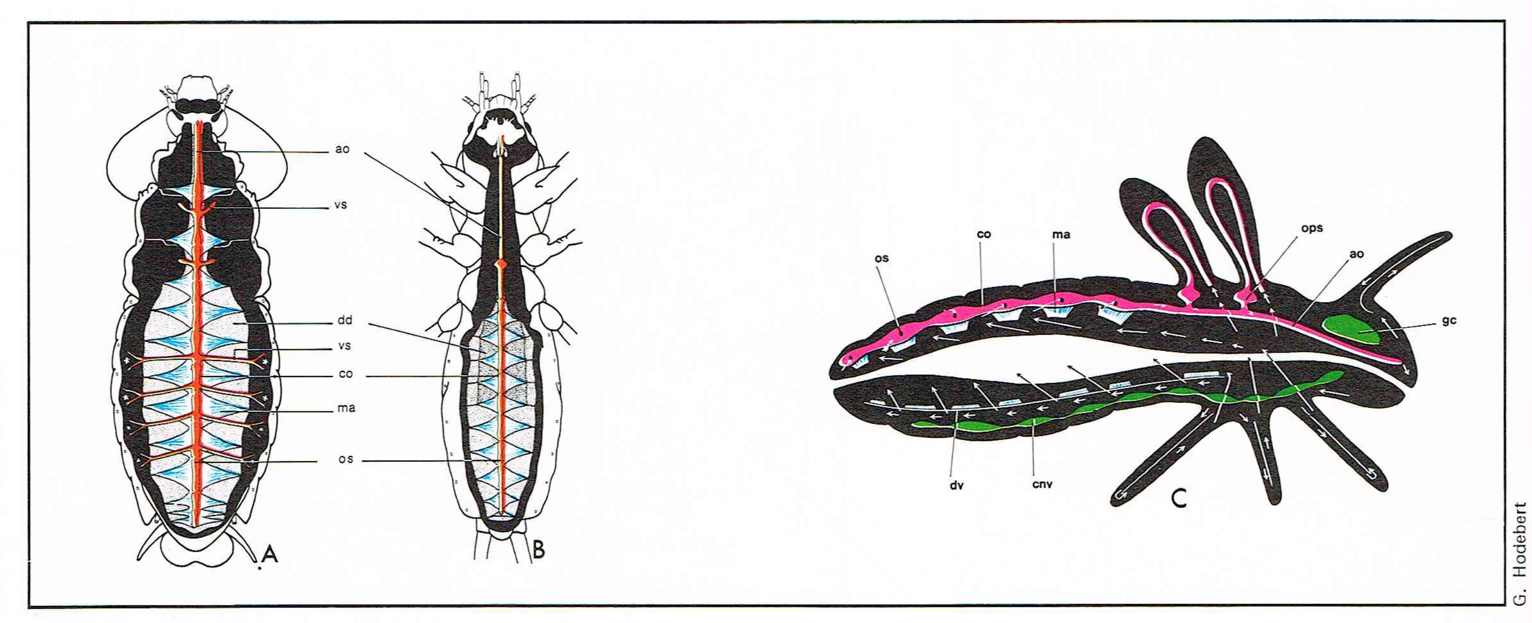
Structure des stigmates

Le stigmate type comprend, autour de l'orifice externe, un sclérite annulaire, ou *péritrème;* l'orifice conduit dans un atrium, ou chambre stigmatique, souvent muni d'un dispositif filtrant et prolongé par un système de fermeture comprenant un ou plusieurs muscles reliés à des formations cuticulaires. La fermeture des stigmates permet à l'Insecte d'éviter des pertes d'eau par évaporation. Normalement, les stigmates sont fermés et ils s'ouvrent juste au moment où l'Insecte a besoin de se ravitailler en oxygène. Des centres régulateurs situés dans la chaîne nerveuse ventrale et dans le cerveau en commandent l'ouverture et la fermeture. Une concentration de gaz carbonique de 2 % stimule ces centres, et les stigmates restent alors ouverts en permanence. Ainsi, la punaise *Rhodnius* peut résister plusieurs semaines dans un dessiccateur, à de très basses humidités relatives, mais si on ajoute 5 % de gaz carbonique dans l'air, les stigmates s'ouvrent et elle meurt par déshydratation au bout de quarante-huit heures. A partir du type fondamental la structure des stigmates varie beaucoup.

▼ *Structure de deux types de stigmates : A, stigmate simple; B, stigmate plus complexe, avec une chambre stigmatique, ou atrium, et un appareil de fermeture.*



G. Hodebert

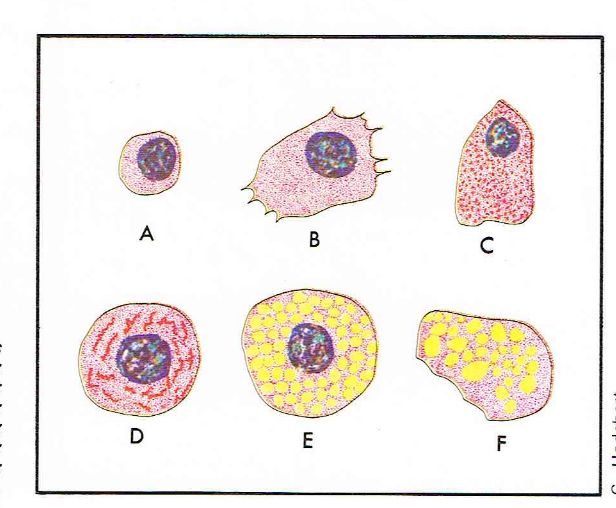


▲ *A gauche et au milieu, appareils circulatoires d'Insectes. A, type avec vaisseaux segmentaires chez* Blaberus *; B, type sans vaisseaux segmentaires chez* Gryllotalpa *: ao, aorte ; vs, vaisseaux segmentaires ; dd, diaphragme dorsal ; co, cœur ; ma, muscles aliformes ; os, ostioles. A droite, C, schéma du fonctionnement du système circulatoire ; les flèches indiquent le sens de circulation de l'hémolymphe : os, ostioles ; co, cœur ; ma, muscles aliformes ; ops, organe pulsatile secondaire ; ao, aorte ; gc, ganglion cérébroïde ; cnv, chaîne nerveuse ventrale ; dv, diaphragme ventral.*

Mouvements respiratoires

Certains Insectes ont une respiration régulière, d'autres ont des mouvements de ventilation saccadés et brefs, séparés par des pauses prolongées. Contrairement à ce qui se passe chez les Vertébrés, la phase active de la respiration des Insectes est l'expiration. Chez les Hétéroptères et les Coléoptères, l'expiration se fait par abaissement des tergites abdominaux ; chez les Acridiens et les Diptères, les tergites et les sternites ont des mouvements synchrones ; chez les Lépidoptères, les sauterelles et les Névroptères, il se produit des mouvements complexes avec rétrécissement latéral de l'abdomen au niveau des membranes souples unissant les tergites et les sternites. Enfin, quelques Insectes dits apnéiques, comme les larves de Scarabéides, n'effectuent que peu de mouvements de ventilation.

Comment l'oxygène est-il transféré des stigmates aux tissus ? Certains chercheurs ont suggéré que ce transport se ferait simplement par diffusion, mais ce mécanisme semble insuffisant, étant donné la finesse des trachées et des trachéoles ainsi que l'importance des phénomènes capillaires qui doivent avoir lieu dans ces dernières, qui sont remplies de liquide. De plus, les calculs ont été effectués en supposant que les stigmates sont toujours ouverts, ce qui n'est pas le cas, et en utilisant des données obtenues à partir d'expériences effectuées sur de grosses chenilles à mouvements très lents. L'hypothèse de la diffusion ne peut, à elle seule, expliquer l'arrivée de l'oxygène jusqu'aux trachéoles, surtout chez les Insectes petits et rapides. Il faut faire intervenir, en plus, l'activité musculaire qui, en provoquant des compressions du système trachéen, entraîne une circulation forcée de l'air. En outre, les cellules trachéolaires jouent sans doute également un rôle ; leur cytoplasme a des propriétés oxydantes très marquées et elles sont peut-être le siège d'une fixation sélective d'oxygène qui, en abaissant la pression partielle de ce gaz dans les trachéoles, accélérerait sa diffusion.



▶ *Principaux types d'hémocytes : A, prohémocyte ; B, plasmatocyte ; C, hémocyte granulaire ; D, œnocytoïde ; E, cellule à sphérules ; F, adipohémocytes.*

Hémolymphe et circulation

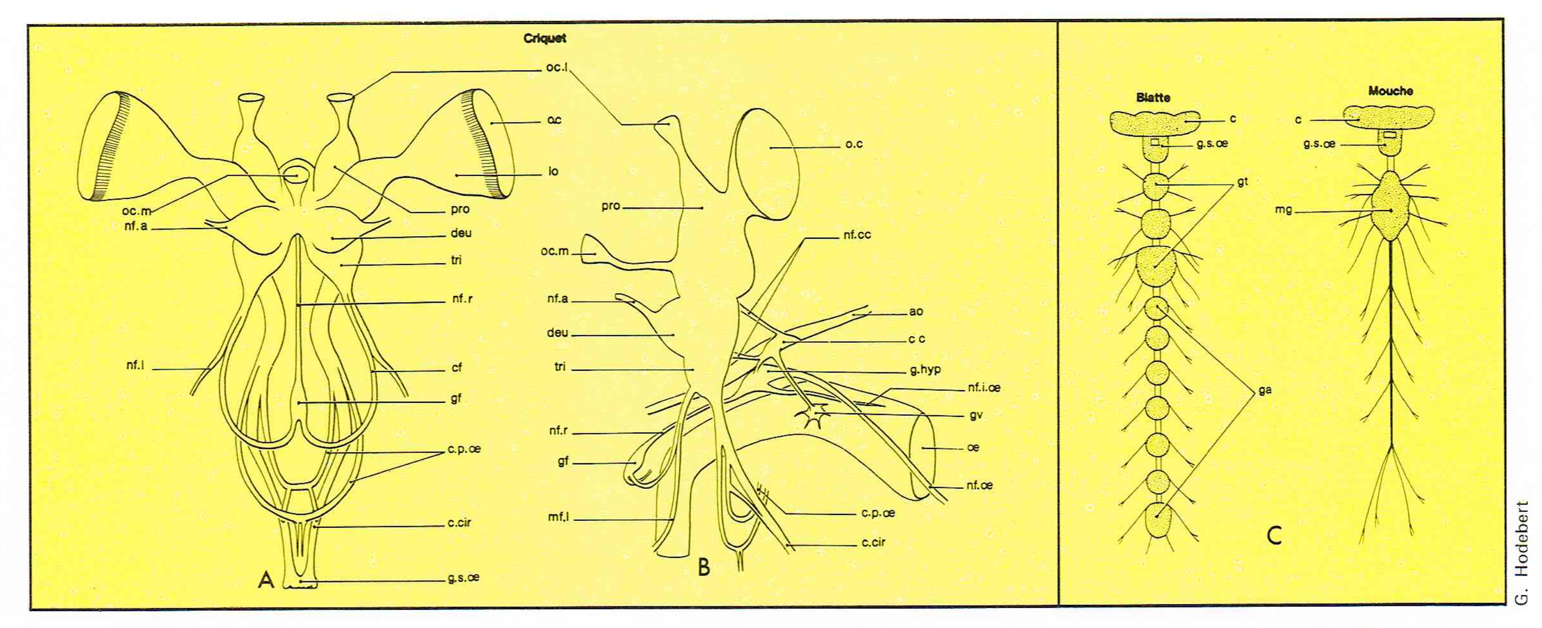
Les Insectes possèdent un système circulatoire ouvert, c'est-à-dire que le liquide sanguin, ou hémolymphe, occupe tous les espaces entre les organes. Cet espace est appelé cavité hémocélienne.

La circulation est assurée par un tube dorsal qui comprend primitivement une série de chambres contractiles alignées les unes à la suite des autres. La partie postérieure du tube est appelée « cœur », et la partie antérieure « aorte ». Dans sa région postérieure, le cœur présente un certain nombre d'ouvertures appelées ostioles qui permettent le passage de l'hémolymphe vers le cœur. A l'intérieur du cœur, ces ouvertures se prolongent par un fin repli qui empêche le reflux d'hémolymphe lors de la contraction. Chez quelques Insectes, il y a des ostioles exhalants ou de petits vaisseaux segmentaires en nombre limité (une à trois paires), qui libèrent l'hémolymphe avant l'aorte. A l'autre extrémité, l'aorte se termine soit par un sinus complexe, soit par des petits diverticules connectés à des organes pulsatiles secondaires qui assurent la circulation dans les appendices. Mais ces organes généralement nombreux sont le plus souvent indépendants.

Le diaphragme dorsal, ou septum péricardiaque, est situé immédiatement en dessous du cœur. Il comprend des fibres musculaires qui forment les muscles aliformes. Ceux-ci sont quelquefois situés de part et d'autre du cœur, ou bien se rejoignent en dessous en une sorte de plexus.

Le diaphragme ventral n'est pas présent chez tous les Insectes. Quand il existe, il isole le système nerveux du reste de la cavité viscérale. Il se présente sous la forme d'une fine membrane avec peu ou pas de muscles au niveau thoracique, mais fortement musclé au niveau abdominal. Sa structure varie aussi en fonction du stade de l'Insecte. Ses contractions assurent le mouvement de l'hémolymphe autour de la chaîne nerveuse.

Fonctionnement du système circulatoire. Normalement, l'hémolymphe est aspirée dans les ostioles par la dilatation du cœur, celle-ci étant favorisée par les muscles aliformes. Quand le cœur est plein, il est parcouru de l'arrière vers l'avant par une vague de contractions, qui poussent l'hémolymphe vers l'aorte. L'arrivée de ce flot dans la tête provoque un déplacement vers l'arrière du fluide qui s'y trouvait déjà. Le rôle des diaphragmes dorsaux et ventraux dans ces phénomènes est très complexe. Le rythme des pulsations, très variable, est modifié par de nombreux facteurs comme le stade considéré, les phases de repos ou de grande activité, et la température extérieure. Il peut tomber à presque zéro l'hiver, et atteindre cent cinquante dans les moments de grande activité



G. Hodebert

comme le vol. Les cœurs accessoires ont eux aussi des rythmes très variables de quatorze à cent cinquante pulsations par minute.

Contrôle nerveux et humoral du système circulatoire. Le cœur ne reçoit pas toujours une innervation. Les pulsations semblent uniquement être dues aux propriétés contractiles du muscle, selon un phénomène automatique, mais le rythme et l'amplitude de ces contractions paraissent régulés par le système nerveux ou par des influences endocrines : un extrait de corpora cardiaca provoque une accélération immédiate.

L'hémolymphe : composition et rôle. L'hémolymphe est souvent incolore, quelquefois jaune ou verte. Elle est composée d'un liquide contenant des éléments figurés, les *hémocytes,* comparables aux globules sanguins des Vertébrés. L'hémolymphe peut représenter jusqu'à 30 % du poids du corps. Le liquide contient des protéines (6 %), des enzymes, des acides aminés libres, des lipides sous forme de petites particules, des sucres, des acides organiques, des sels et évidemment des déchets. Le pH est très légèrement acide.

Les hémocytes. Ils sont de types très divers, et leur nombre varie de quinze mille à deux cent soixante-quinze mille par millimètre cube d'hémolymphe. L'activité la plus évidente des hémocytes est la phagocytose, c'est-à-dire la possibilité d'absorber de petites particules solides, par exemple des déchets apparaissant lors des mues. Les phagocytes les plus actifs sont les *plasmatocytes.* La résistance aux micro-organismes comme les Bactéries est assurée par la phagocytose. De même la résistance aux œufs et aux larves d'Insectes parasites, quoique incomplète, est assurée par des hémocytes qui encapsulent le corps étranger. La coagulation du sang est due à certains types particuliers d'hémocytes. Signalons encore le rôle des hémocytes dans la formation de certains tissus, dans le métabolisme intermédiaire, et dans les phénomènes immunitaires.

Système nerveux

Le système nerveux permet l'établissement de relations aboutissant à des actions et des réactions relativement rapides. Un système endocrine lui est intimement annexé ; il assure surtout les phénomènes lents tels que ceux du métabolisme ou de la croissance et du développement. Le système nerveux est l'intermédiaire coordinateur entre les organes perceptifs et les organes effecteurs. L'influx nerveux se propage à travers les cellules nerveuses.

Organisation du système nerveux

Anatomiquement, le système nerveux comprend un *système nerveux central,* avec des ganglions, des connectifs et des commissures, et un *système nerveux périphérique.*

Les *cellules nerveuses,* conformément à leur fonction, possèdent des prolongements plus ou moins ramifiés qui captent l'excitation et conduisent l'influx. Toutes les cellules nerveuses et sensorielles montrent une polarisation physiologique et la plupart d'entre elles une polarisation anatomique. Les cellules nerveuses typiques comprennent un corps cellulaire, prolongé par un pédoncule, une arborisation dendritique d'un côté, un long axone de l'autre. Les dendrites captent les impulsions. Ils forment des synapses avec la cellule sensorielle ou d'autres neurones. L'axone peut soit former des synapses avec d'autres neurones, dits d'association, soit, dans le cas des neurones effecteurs, atteindre des cellules effectives ou des fibres musculaires.

Un axone dessert régulièrement de nombreuses fibres musculaires. Il semble que les muscles du squelette aient une double innervation, un neurone étant responsable des contractions rapides, l'autre des contractions lentes ou toniques. Certains axones des cellules d'association sont très longs, parcourant toute la longueur des connectifs de la chaîne. Ils permettent une conduction particulièrement rapide lors de réactions d'« alarme ».

Le *système nerveux central* comprend un cerveau dorsal et, ventralement, une chaîne de ganglions.

Le *cerveau,* encore appelé ganglions cérébroïdes, comprend trois parties : les *proto, deuto-* et *tritocerebron.*

Le protocerebron, bilobé, se prolonge latéralement et donne les lobes optiques. Au centre, en position antéro-dorsale, se trouve la *pars intercerebralis ;* c'est là que sont situées des cellules neurosécrétrices dont les axones s'étendent jusqu'aux *corpora cardiaca.* Les *corps pédonculés,* qui comprennent, chacun, un calice antérieur et deux lobes postérieurs, α et β, sont situés latéralement. Ils constituent le lieu d'intégration de stimulations d'origines diverses, et le centre des comportements complexes. Ils sont largement développés chez les Orthoptères, Dictyoptères, Lépidoptères et chez les Hyménoptères solitaires ; leur importance est maximale chez les Hyménoptères sociaux. Au centre du protocerebron se trouve le corps central.

Le deutocerebron correspond aux *lobes antennaires,* dont chacun comprend deux parties, une dorsale, sensitive, et une ventrale, motrice.

Le tritocerebron consiste en une paire de petits lobes ou lobes frontaux en relation avec le système stomatogastrique et le labre.

La chaîne ventrale. Le premier ganglion de la chaîne ventrale est le *ganglion sous-œsophagien,* qui résulte de la fusion des ganglions correspondant aux mandibules, aux maxilles et au labium. Il donne les nerfs moteurs et sensitifs des pièces buccales, du cou et des glandes salivaires. Des trois ganglions thoraciques partent, de chaque côté, cinq ou six nerfs. Il est fréquent que le premier nerf d'un ganglion s'associe au dernier du ganglion précédent pour former un nerf commun.

Le nombre de ganglions abdominaux est très variable ; il atteint huit au maximum, chez les Thysanoures, chez le mâle de la puce, et chez de nombreuses larves. Généralement, la dernière masse ganglionnaire est le résultat de la fusion des ganglions correspondant aux quatre

▲ ***Représentation schématique, à gauche, du cerveau et du système nerveux somatogastrique du criquet : A, vue antérieure ; B, vue latérale : ao, aorte ; cc, corpus cardiacum ; c.cir, connectif circumœsophagien ; cf, commissure frontale ; c.p.œ, commissure postœsophagienne ; deu, deutocerebron ; gf, ganglion frontal ; g.hyp, ganglion hypocérébral ; g.s.œ, ganglion sous-œsophagien ; gv, ganglion ventriculaire ; lo, lobe optique ; nf.a, nerf antennaire ; nf.cc, nerfs des corpora cardiaca ; nf.l, nerf du labre ; nf.i.œ, nerf intraœsophagien ; nf.œ, nerf œsophagien externe ; nf.r, nerf récurrent ; o.c, œil composé ; oc.l, ocelle latéral ; oc.m, ocelle médian ; œ, œsophage ; pro, protocerebron ; tri, tritocerebron ; schéma C, à droite, répartition des ganglions chez la blatte et chez la mouche ; c, cerveau ; ga, ganglions abdominaux ; g.s.œ, ganglions sous-œsophagiens ; gt, ganglions thoraciques ; mg, masse ganglionnaire composée de la fusion des ganglions thoraciques et abdominaux.***



J. Carayon

▲ *Doryphores* **Leptinotarsa decemlineata**; *chez ces Insectes, le mâle doit, au moment de la reproduction, procéder* par apprentissage *pour distinguer la tête et la queue de sa congénère.*

▼ *La plupart des Insectes adultes, comme cette mouche, possèdent une paire d'yeux composés dont la surface consiste en une juxtaposition de multiples facettes.*

derniers segments abdominaux, ou fréquemment à un plus grand nombre chez les Insectes adultes. Le degré extrême de concentration se réalise chez la mouche, où il n'existe qu'une unique masse ganglionnaire ventrale.

Principe de fonctionnement du système nerveux

Ce sont d'abord les organes des sens qui reçoivent les stimulations provenant du milieu ou de l'organisme lui-même. Ces excitations se transforment en influx nerveux conduits par des *voies afférentes* sensorielles vers les centres nerveux. Ces derniers transmettent et coordonnent et ont, en outre, la faculté de faire naître des impulsions spontanées, généralement selon une rythmicité plus ou moins régulière; ainsi, l'organisme jouit d'une certaine indépendance vis-à-vis du milieu extérieur. Le transport de l'influx vers les effecteurs (muscles, organes lumineux, glandes) s'effectue à partir des centres par les *voies efférentes,* principalement motrices. Il ne s'agit pas d'une simple restitution quantitative à l'organe effecteur de l'excitation venue du récepteur. Si les centres nerveux jouent le rôle de coordinateur, ils sont également les centres d'origine d'impulsions nerveuses capables de mettre en marche l'effecteur et de le gouverner. C'est ainsi que le système nerveux et les récepteurs sensoriels déterminent les comportements que l'on peut définir comme des ensembles d'activités ordonnées, dans le temps et l'espace.

Les caractères des impulsions issues du système nerveux central dépendent, pour une part, des conditions d'ordre interne. Ces dernières déterminent en effet la modulation des ensembles d'impulsions, sans cesse variables, qui ont pris naissance dans le champ sensoriel de l'organisme et se sont trouvées intégrées dans le secteur afférent du système nerveux central. Les composants de cette modulation tiennent en grande partie à des facteurs extérieurs et sont donc sous la dépendance du milieu (les faits de coordination de la marche par exemple). L'amortissement des variations trop fortes des excitations d'origine externe peut déjà se faire dans l'organe sensoriel (il y a alors adaptation sensorielle), mais il reste une des principales tâches du système nerveux central. Ce dernier joue un rôle dans le maintien des comportements spécifiques, en particulier en ce qui concerne la fatigue centrale et l'habituation.

Acquisition du comportement

L'*apprentissage* peut se définir comme un processus adaptatif du comportement individuel en réponse aux sollicitations du milieu extérieur. Tout apprentissage est le résultat d'expériences.

Il y a *habituation* quand un Animal apprend à ne pas répondre à une stimulation qui s'avère sans signification biologique pour lui. Si on secoue le support sur lequel se trouve un Insecte, celui-ci a tout d'abord tendance à fuir, mais si cette perturbation se maintient, il finit par s'en accommoder.

Lorsqu'un Insecte apprend à associer des stimulations ou des situations sans signification biologique évidente ou immédiate, on dit qu'il y a *apprentissage latent;* c'est le cas pour les comportements exploratoires et les reconnaissances topographiques.

On dit qu'il y a apprentissage par *essais* et *erreurs* quand un stimulus donné, d'abord neutre, acquiert une signification dans un comportement à la suite d'une série de tentatives au cours desquelles ce stimulus se trouve à chaque fois associé à une réussite ou à un échec. Ainsi le doryphore n'a pas une connaissance innée de la morphologie de ses congénères; au moment de la reproduction le mâle tente de s'accoupler avec la femelle dans n'importe quel sens. Ce n'est qu'après plusieurs expériences qu'il semble apte à distinguer la tête et la queue de sa congénère.

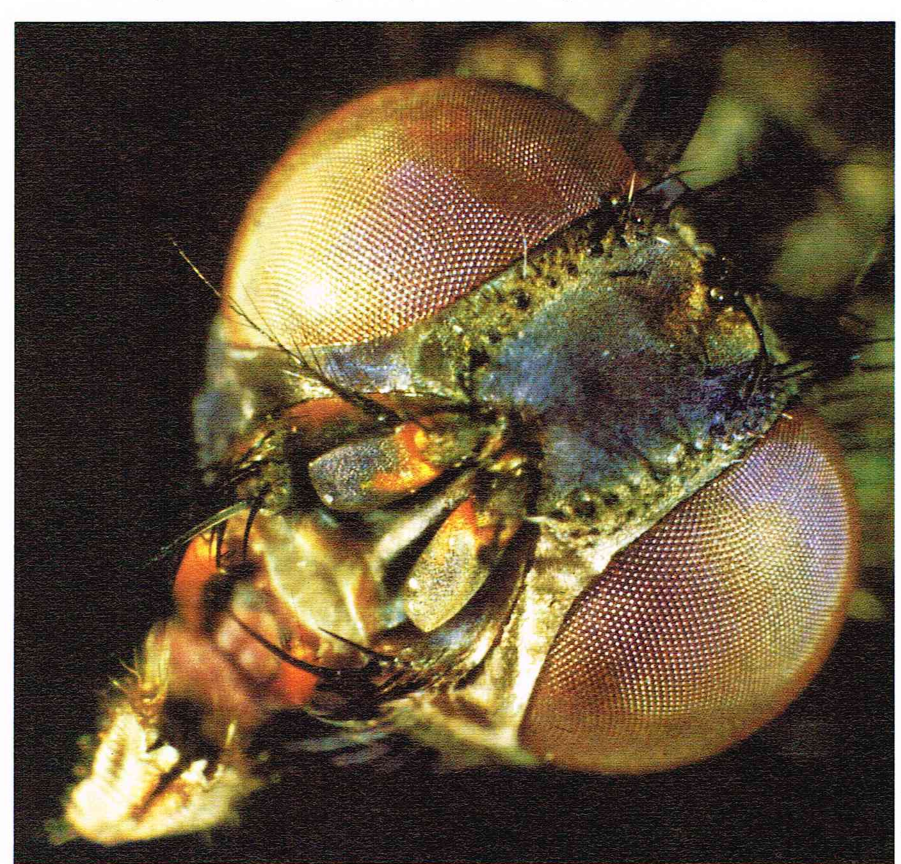
Un Animal peut apprendre à répondre à un stimulus B neutre *a priori* si ce stimulus B est accompagné de manière répétitive par un autre stimulus efficace; il s'agit du principe de *conditionnement* pavlovien. Chez les Insectes, ce qui a été appris pendant la vie larvaire peut être remémoré après la métamorphose. Des adultes de *Tenebrio* savent sortir d'un labyrinthe en T si à l'état de vers de farine ils y ont été dressés. Les drosophiles adultes marquent une préférence pour les parfums qui ont été ajoutés à leur alimentation larvaire.

Vision

La plupart des Insectes adultes possèdent une paire d'yeux composés situés de chaque côté de la tête. Trois ocelles existent généralement chez les Insectes adultes et chez les larves d'Hémimétaboles. Les larves d'Holométaboles ne possèdent que des stemmates.

Yeux composés

Ils sont réduits, et même parfois absents, chez les espèces parasites, cavernicoles ou hypogées. Souvent très bombés, les yeux offrent à l'Animal un vaste champ panoramique de vision. Chez la notonecte, celui-ci couvre un angle de 246° à l'horizontale et 360° à la verticale. Les champs visuels de deux yeux se chevauchent à l'avant, au-dessus et en dessous de la tête, permettant une vision binoculaire dans ces régions.



A. Margiocco



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

La surface des yeux composés consiste en une juxtaposition de petits hexagones parfois arrondis appelés *facettes*. Chaque facette se prolonge en profondeur par un cylindre complexe, ou *ommatidie,* qui est une unité élémentaire de vision. Le nombre d'ommatidies par œil composé varie avec les espèces; l'abeille en compte quatre mille et la libellule dix mille, alors que l'ouvrière de la fourmi *Ponera punctatissima* n'en possède qu'une. Chaque ommatidie comprend un système optique permettant de recueillir la lumière et un système sensoriel, assurant la transduction des radiations lumineuses en influx nerveux.

Le système optique se compose d'une lentille cornéenne biconvexe, incolore, formée aux dépens de la cuticule, et d'un cône cristallin dur, produit par quatre cellules sous-cornéennes, les *cellules de Semper*. La cornée, comme le reste de la cuticule, résulte de l'activité de deux cellules cornéagènes qui entourent le cône cristallin et qui deviennent ensuite des cellules pigmentaires.

Le système sensoriel, qui prolonge le cône cristallin, est constitué de cellules nerveuses allongées, primitivement au nombre de huit, les cellules rétiniennes, ou *rétinules,* qui, dans la zone centrale, contiennent des microtubules dont les extrémités renflées en bâtonnets se placent perpendiculairement à l'axe. Ces bâtonnets forment une sorte de bordure en brosse, ou *rhabdomère,* que les rayons lumineux frappent perpendiculairement. L'ensemble des rhabdomères constitue un *rhabdome*. Les rétinules sont entourées de douze à dix-huit cellules pigmentaires. Ainsi, chaque ommatidie se trouve séparée de ses voisines par un important manchon opaque. Ce type d'ommatidie est appelé *eucone*. Il en existe d'autres, un peu différents et plus complexes. Chez quelques Hémiptères, Coléoptères et Diptères, il n'y a pas de cristallin, mais les cellules de Semper deviennent transparentes. Ce type d'ommatidie est dit *acone*. Parfois, le cristallin est gélatineux (type *pseudocone*). Dans d'autres cas, la cornée s'insère sur un tiers de l'ommatidie, prend directement contact avec les cellules de Semper qui réfractent la lumière avant qu'elle n'atteigne les cellules rétiniennes situées au tiers inférieur (type *exocone*).

Les rétinules s'achèvent par des fibres nerveuses; celles-ci se réunissent en un nerf traversant la membrane basale qui supporte toutes les ommatidies de l'œil composé. Chez les Insectes, il n'y a pas de nerf optique. Les yeux reposent sur les lobes optiques, eux-mêmes en prolongement direct du cerveau. Les lobes optiques comprennent trois épaisseurs ganglionnaires, les *lamina ganglionaris,* les *medulla externa* et les *medula interna* qui sont réunies par des chiasmes.

Malgré leur système optique en mosaïque, les yeux composés des Insectes semblent donner des objets une image unique. Selon la longueur du rhabdome, et surtout selon la répartition des manchons pigmentaires, la réception de la lumière et la formation des images seraient différentes.

Dans les yeux dits *à juxtaposition,* chaque ommatidie, séparée de ses voisines par des pigments, donne une image partielle du champ visuel. La juxtaposition de ces images réalise l'image totale.

Dans les yeux dits à *superposition,* la séparation pigmentaire entre les ommatidies n'est assurée qu'en plein jour; lorsque la lumière est crépusculaire, les pigments migrent en profondeur. Dans ces conditions, chaque rhabdome reçoit de la lumière qui a déjà traversé les ommatidies voisines. L'image qui en résulte est appelée image de *superposition*.

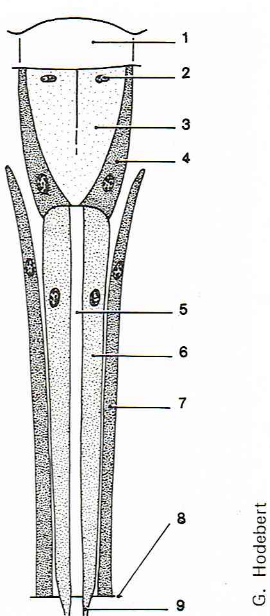
Acuité visuelle. Des expériences de comportement tendent à montrer que l'Insecte est capable de distinguer deux points pour un angle de résolution de 1°. On a calculé que l'acuité visuelle d'un ver luisant est égale à 1/70 de celle de l'homme. A 4 mm, une mouche distingue un objet de 80 mμ, mais à un mètre elle ne perçoit que des objets de plus de 2 cm.

Lumière polarisée. Les ondes lumineuses vibrent dans un plan faisant un angle de 90° avec la direction de leur propagation. Ces plans, dits de vibration, peuvent être distribués d'une manière équivalente dans toutes les directions ou, au contraire, se concentrer par rapport à une direction privilégiée et donner une lumière « *polarisée* ». Les jours de ciel bleu, la lumière solaire est polarisée, et les plans de polarisation maximale des différentes parties du ciel varient avec la position du soleil. Divers Insectes, en particulier les Hyménoptères sociaux, sont capables d'utiliser cette propriété de la lumière pour s'orienter par rapport à leur nid.

Perception des distances. La perception des distances et l'appréciation d'un certain relief nécessitent une vision binoculaire, et donc une stimulation simultanée des ommatidies des deux yeux. Une bonne perception de la distance implique un *angle ommatidien* aussi faible que possible et une distance entre les deux yeux aussi grande que possible. L'angle ommatidien correspond à celui que forme la limite de l'ommatidie au niveau de la membrane basale.

Les larves de libellules qui capturent des proies vivantes possèdent deux types d'ommatidies, les unes latérales, de dimensions normales, et les autres centrales, d'angle ommatidien réduit; ces dernières servent à localiser les proies. Les Insectes carnivores, comme les mantes, ont les yeux très écartés, ce qui diminue les erreurs de visée.

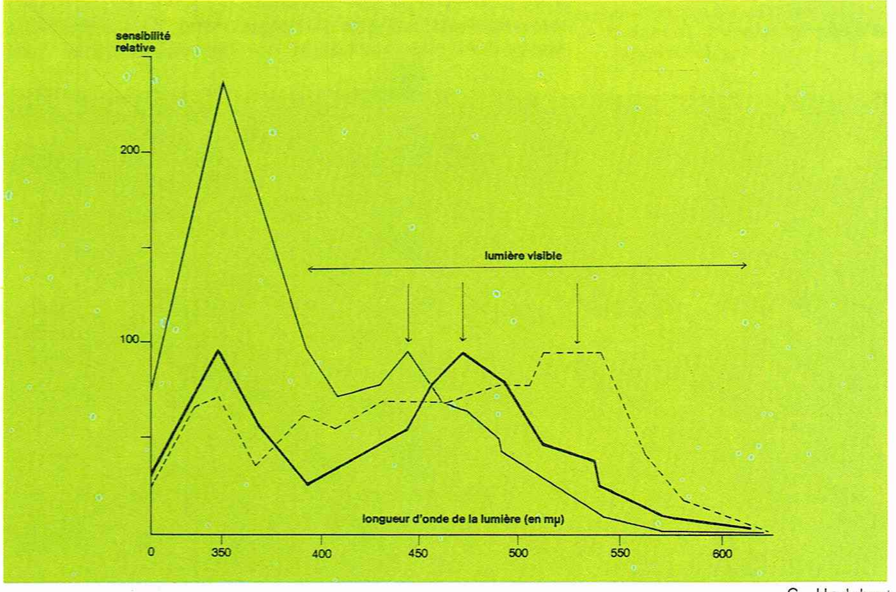
Discrimination des différentes longueurs d'onde. Elle est due à la présence de divers pigments visuels. Ainsi, on rencontre chez *Calliphora,* la mouche de la viande, trois catégories de pigments photosensibles présentant, chacun, deux maximums de sensibilité : l'un dans l'ultraviolet, l'autre, respectivement, pour des longueurs d'onde de 470, 490 et 521 mμ. Chez la mouche, il semble que les trois pigments photosensibles soient répartis dans des cellules réticulaires différentes. L'abeille distingue six couleurs, le jaune, le bleu-vert, le bleu, le violet, l'ultraviolet



▲ *Schéma d'une ommatidie : 1, lentille cornéenne ; 2, noyaux des cellules de Semper ; 3, cône cristallin ; 4, cellule cornéagène ; 5, rhabdome ; 6, cellule rétinulaire ; 7, pigment ; 8, membrane basale ; 9, fibre nerveuse.*

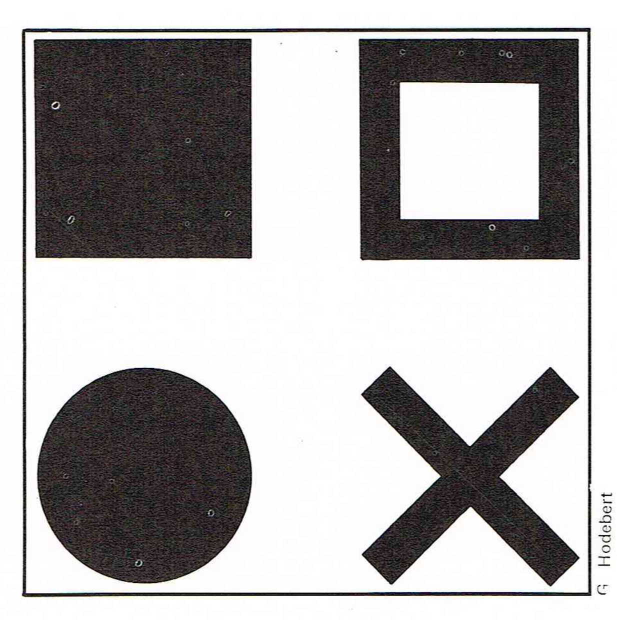
◀ ▲ *La tête de la mante religieuse montre nettement la présence des trois ocelles et des deux yeux très bombés.*

▼ *Sensibilités différentielles des trois types de cellules visuelles de la mouche* Calliphora *: chaque type a deux pics de sensibilités : l'un dans l'ultraviolet à 350 mμ, l'autre dans le spectre de lumière visible par l'homme. Les flèches indiquent ces pics pour chaque catégorie cellulaire.*



G. Hodebert

▶ *Différentes figures utilisées pour apprécier les potentialités discriminatives des formes par les abeilles; celles-ci distinguent mal, ou pas du tout, le rond plein du carré plein, mais discernent la croix du cercle, et le carré réduit à ses contours du carré plein.*



G. Hodebert

et le « pourpre des abeilles », un mélange de jaune et d'ultraviolet. De nombreuses espèces d'Insectes ne reconnaissent que le jaune et le bleu. Il semble que le rouge soit rarement perçu.

Perception. L'étude des possibilités perceptives des diverses espèces d'Insectes, comme de tous les Animaux, conduit à une conclusion importante : chaque espèce animale ne perçoit qu'une partie de son environnement, limitée à quelques couleurs, quelques sons et quelques odeurs. Ainsi chaque espèce vit dans un monde qui lui est propre, et qui est son « Umwelt », selon une expression devenue classique depuis son utilisation par J. V. Uexküll.

Généralement, une forme perçue peut orienter le comportement d'un Insecte, quand elle présente pour celui-ci une certaine valeur biologique, à condition que l'Animal soit dans un état de motivation suffisant. Une forme neutre peut devenir orientante pour des Insectes conditionnés par dressage. Cette dernière méthode ainsi que d'autres permettent de préciser les limites de la discrimination visuelle. La lumière pourrait être considérée, en elle-même, comme « orientante » *(phototaxie)*, mais elle n'est pas une forme. La vision proprement dite implique la perception de limites ou de contrastes. La plupart des Insectes sont capables de distinguer des plages de pouvoir réfléchissant variable, certains recherchant l'ombre et d'autres la lumière; on parle parfois de réaction *skototaxique*. Les zones de contraste sont généralement bien perçues. Chez des Insectes à niveau plus élevé d'intégration visuelle, la forme est perçue comme un tout défini par ses limites.

Dans certains cas, la perception est même analytique, et différencie alors non seulement les contours mais aussi l'organisation plastique de l'objet. Enfin, l'objet peut être perçu, non plus seulement comme une surface, mais comme un volume. Des criquets, des grillons *Nemobius* sont capables de distinguer les positions horizontales et verticales de petits tableaux composés de rayures alternativement noires et blanches. L'abeille ne peut distinguer un disque ou un carré noir de mêmes dimensions, mais distingue un disque d'une croix, et un carré plein d'un carré limité à son périmètre.

La perception discriminative d'objets sombres, cylindriques, verticaux et dépassant la ligne d'horizon a été mise en évidence chez divers Insectes. Les chenilles de *Lymantria monacha* se dirigent vers un cylindre noir dressé, délaissant le même couché horizontalement. Les chenilles de *Lymantria dispar* s'orientent vers des objets dépassant l'horizon. Les hannetons se déplaçant en plaine se dirigent vers le bosquet le plus proéminent ou l'arbre le plus haut. Le criquet *Zonocerus* saute de graminées en graminées ou de bâtonnets en bâtonnets, s'ils sont plantés à distance convenable. S'ils sont de hauteur différente, on constate que le criquet progresse de support en support jusqu'au plus élevé et s'y repose en position verticale, la tête en haut. Cette situation n'est préférée que si le perchoir est le plus ensoleillé.

Les Insectes sont très sensibles au mouvement. Les abeilles sont plus attirées par des fleurs agitées par le vent que par des fleurs immobiles. Si les mouvements d'un objet dépassent une certaine vitesse, ils ne sont pas perçus; en effet, après chaque saisie perceptive, il faut un certain temps de récupération avant la perception suivante. Le seuil du pouvoir de séparation des images successives varie selon les espèces; il est de vingt mouvements à la seconde pour *Tachycines*, de soixante pour la larve d'æschne, qui a des yeux de type lent, de trois cents pour l'abeille et la mouche, qui ont des yeux de type rapide.

Remarques. Chaque type de comportement n'implique pas nécessairement la mise en œuvre de tous les modes de perception. Ainsi le dytique, un gros Coléoptère aquatique friand de têtards, a une très bonne vue, est sensible aux mouvements, mais reste indifférent devant un têtard frétillant dans un tube de verre, alors que, dans d'autres circonstances, il l'attaquerait avec vigueur. Par contre, il est attiré par quelques gouttes de jus de viande qu'on laisse tomber dans l'eau, mais qui sont, bien sûr, impossibles à capturer! De même, un *Dysticus marginalis* en chasse répond à des stimuli d'ordre chimique, et non visuel, comme une observation superficielle l'aurait laissé supposer. Il a été montré que dans la recherche de la femelle, le mâle du papillon *Eumenis semele* n'est sensible qu'aux mouvements, aux dimensions et aux tons plus ou moins foncés des gris, des bruns et des noirs des ailes alors que, dans son comportement de butinage, il est sensible aux couleurs des fleurs. Ces quelques données permettent de supposer que la mobilisation des potentialités sensorielles varie selon les systèmes fonctionnels en service.

Ocelles

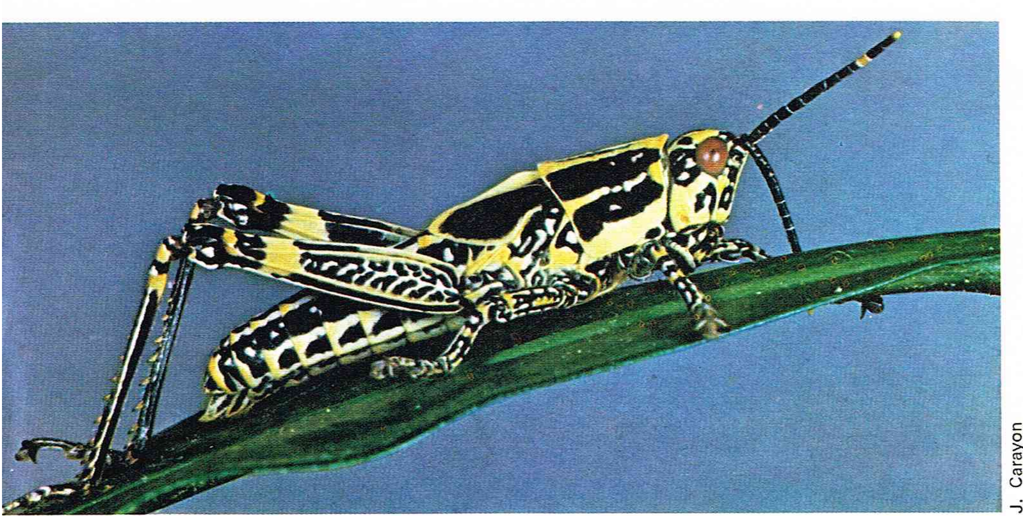
Il y a généralement trois ocelles chez les Insectes adultes et chez les larves d'Hémimétaboles. Chaque ocelle se compose d'une lentille, qui est une différenciation locale de la cuticule épaisse et transparente et d'un épiderme incolore au-dessous duquel sont groupées des cellules sensorielles qui forment des rhabdomères. Des dépôts pigmentaires entourent l'ocelle, ou s'insinuent entre les groupes de cellules. Les fibres des cellules sensorielles se réunissent en un nerf ocellaire. Après un relais, la voie afférente aboutit à la *pars intercerebralis*.

Il semble que les ocelles ne jouent aucun rôle dans la vision des formes. Ils ne sont sensibles qu'à de très faibles intensités lumineuses et à de faibles variations de celles-ci. Chez la drosophile, il a été montré que la suppression des ocelles augmentait le temps de réaction de la mouche à des variations d'intensité lumineuse. Les perceptions ocellaires pourraient avoir un effet stimulant sur le système nerveux en général, augmentant ainsi le taux de réactivité générale de l'Insecte. Si on recouvre les ocelles des blattes d'un vernis opaque, l'alternance de leur activité nocturne et du repos diurne est altérée.

Stemmates

Les *stemmates* sont les seuls organes visuels des larves d'Insectes holométaboles. Une chenille en porte, de chaque côté de la tête, six, qui sont séparés les uns des

▼ *Ce criquet* **Zonocerus variegatus** *illustre la perception discriminative des formes, teintes et positions, qu'opèrent divers Insectes sur les objets.*



J. Carayon

autres. Un stemmate comprend une lentille résultant de l'épaississement de l'endocuticule, un cristallin, et des cellules sensorielles pigmentées qui différencient deux rhabdomes.

Des images peuvent se former au niveau du rhabdome proximal si l'objet est proche, ou du rhabdome distal s'il est plus éloigné.

Une chenille perçoit douze espaces (deux fois six), séparés autour d'elle. Cette vision en mosaïque est améliorée par des mouvements de balancement de la tête à droite et à gauche. On sait que les chenilles sont capables de distinguer des formes et de se situer par rapport à des limites de surfaces blanche et noire.

Sens dermatoptique

Diverses espèces d'Insectes sont sensibles à la lumière par toute la surface de leur corps, sans qu'il existe aucun organe différencié spécialisé à cet effet.

Production de lumière

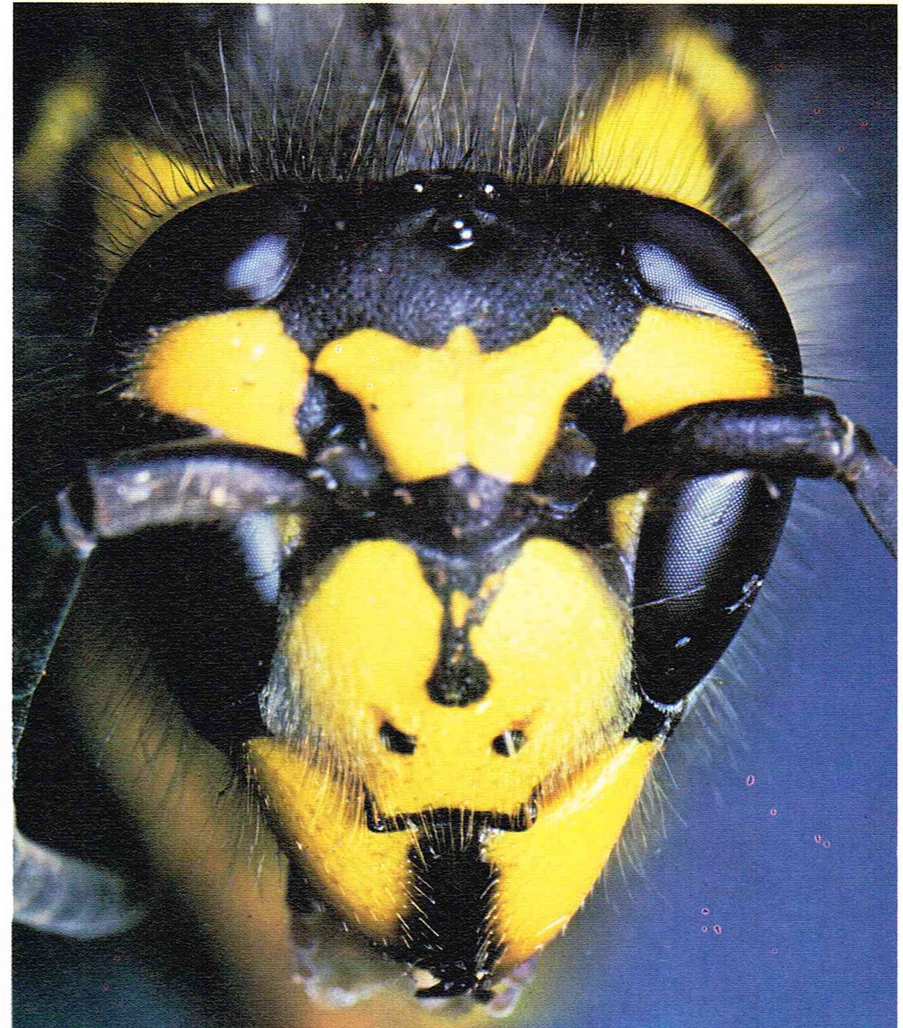
Les Insectes producteurs de lumière ont toujours été l'objet d'une attention particulière. De célèbres savants tels que Swammerdam, Spallanzani, Darwin, Pasteur et Faraday les ont étudiés. La lumière de ces Insectes résulte de la transformation d'une substance, la *luciférine,* par une enzyme, la *luciférase,* avec production d'énergie lumineuse.

Les organes lumineux se rencontrent surtout chez les Coléoptères dans les familles des Lampyrides (luciole), Élatirides *(Pyrophorus)* et Cantarides. Chez les lucioles, les photophores sont situés sur les derniers segments abdominaux. Chez les Élatirides du genre *Pyrophorus,* qui sont les Insectes les plus luminescents que l'on connaisse, une paire d'organes, située dans la partie antérieure du thorax, produit une lumière verdâtre et un troisième organe, situé ventralement sur l'abdomen, émet une lumière orangée visible seulement pendant le vol. Les larves et les œufs de ces espèces sont également luminescents. Il arrive que l'abdomen de la femelle soit luminescent quand il est rempli d'œufs. Au Mexique et aux Antilles, les enfants les ramassent pour s'en parer lors de fêtes nocturnes et pour s'éclairer dans la forêt.

Les émissions de lumière sont intermittentes. Chez les lucioles, il y a un ou deux éclairs par seconde. La luminescence existe également chez les larves de certains Diptères fongivores, tel *Bolitophila luminosa* de Nouvelle-Zélande, chez qui l'organe lumineux se forme aux dépens des tubes de Malpighi.

Les radiations émises varient d'une espèce à une autre. Chez les Coléoptères nord-américains du genre *Photinus,* la lumière se situe entre 520 et 560 mμ, chez les *Pyrophorus,* entre 486 et 720 mμ, et pour notre lampyre, entre 516 et 656 mμ.

L'intensité de la lumière est aussi variable. Les premiers naturalistes qui ont exploré l'Amérique centrale racontent que les indigènes veillaient la nuit dans leur case éclairée par des *Pyrophorus,* une quarantaine d'individus produisant une lumière à peu près équivalente à celle d'une bougie.

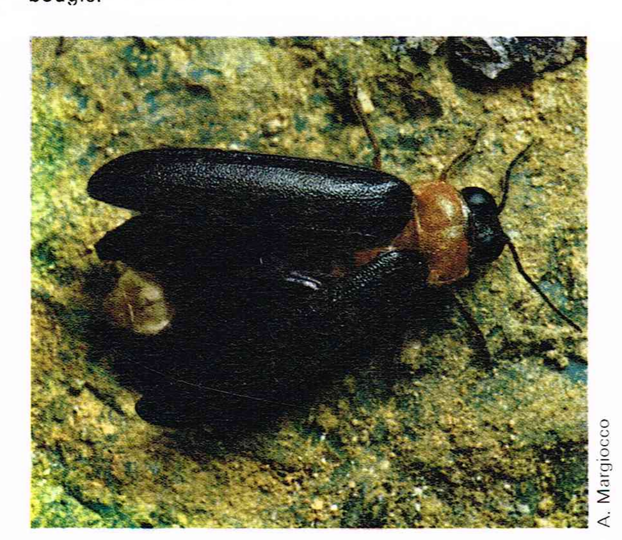


Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ Les ocelles, que l'on distingue sur le sommet de la tête très agrandie de cet Hyménoptère, semblent ne jouer aucun rôle dans la vision des formes mais seraient sensibles à de très faibles intensités lumineuses et aux variations de celles-ci.

Les émissions de lumière constituent une signalisation favorisant le rapprochement des sexes en vue de la reproduction. Chez les lampyres, les mâles en vol sont attirés par les organes lumineux des femelles à terre.

La configuration des taches bioluminescentes varie selon les espèces. Chez *Lampyris noctiluca,* l'organe lumineux, qui se trouve sur la partie ventrale des derniers segments abdominaux, est composé de deux traits parallèles suivis de deux points. Un modèle de ce schéma en papier découpé, appliqué sur une lampe de poche, attire les mâles de *Lampyris noctiluca*. Chez l'espèce *Phausis splendidula,* l'organe lumineux comprend deux gros points, puis quatre petits et une courte bande transversale.

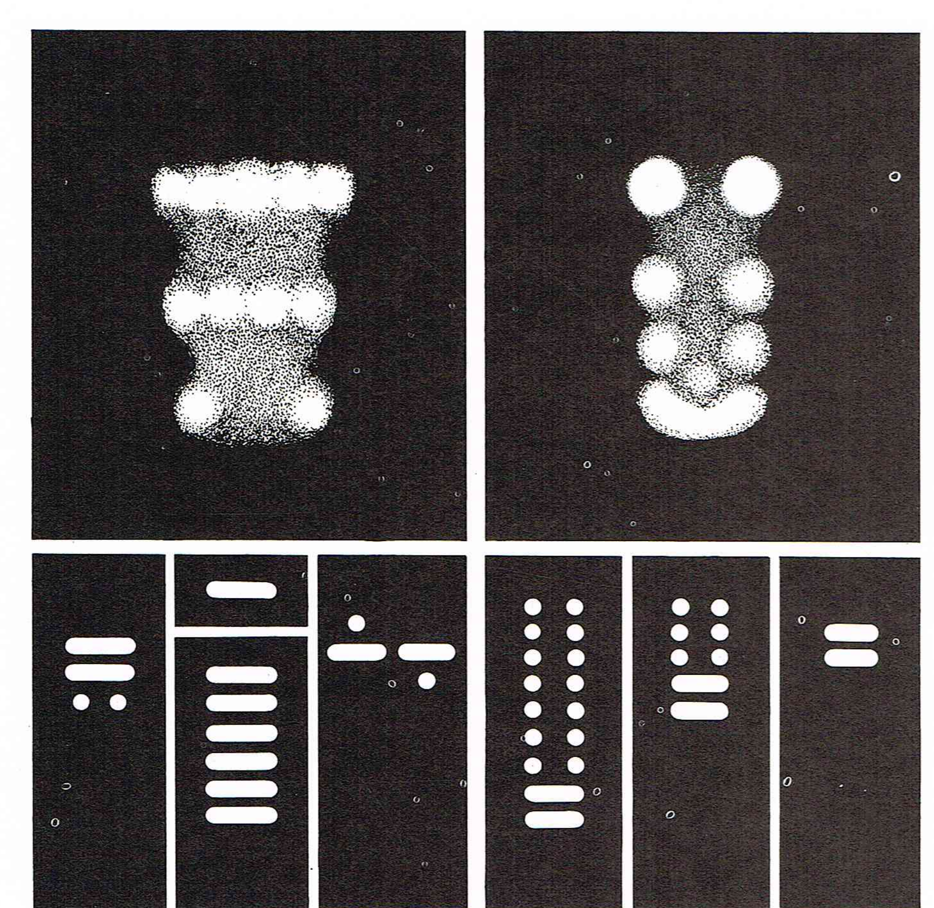


A. Margiocco



Bruce Coleman - D. Houston

◄ A gauche, un lampyre dont les élytres écartés laissent apercevoir les derniers segments abdominaux porteurs de l'organe lumineux ; à droite, la signalisation, bien visible la nuit, favorise le rapprochement des sexes en vue de la reproduction.



G. Hodebert

▲ *Émissions photoluminescentes de la femelle du grand lampyre* **Lampyrus noctiluca,** *à gauche, et de la luciole* **Phausis splendidula,** *à droite. Chez le lampyre, le leurre identique au signal de l'espèce est le plus efficace, alors que, chez la luciole, le leurre de gauche est plus efficace que le signal spécifique, et plus attractif que le signal de droite très réduit. Lorsque le leurre est plus attractif que le signal normal, il constitue un super-signal.*

Un modèle attire les mâles aussi bien que les femelles de l'espèce, mais un leurre différent du modèle comportant davantage de taches lumineuses, par exemple une succession de sept paires de points et deux traits horizontaux, a plus de succès que les femelles *Phausis splendidula*. A partir de cette expérience, ainsi que d'autres réalisées dans divers domaines, on a conceptualisé la notion de *super-signal* qui signifie en quelque sorte qu'une caricature est parfois plus évocatrice que le signal réel.

Reconnaissance à l'infrarouge

Certains papillons de nuit reconnaissent dans l'obscurité, grâce à des radiations caloriques (infrarouge), leurs congénères ou leurs plantes-hôtes. L'élévation de la température chez la femelle, produite par un vol de quelques instants, suffirait pour attirer le mâle. La reconnaissance spécifique se ferait au dernier moment, grâce au rythme des battements d'ailes, particulier pour chaque espèce. En chauffant un fil à l'infrarouge, on a pu attirer un sphinx et lui faire prendre la position d'accouplement.

Production des sons

De nombreuses espèces d'Insectes communiquent par des signaux acoustiques. Les mécanismes de productions sonores se ramènent à quatre systèmes essentiels, la percussion, la stridulation, la vibration alaire et la vibration de membranes.

Percussion

Le cas le plus célèbre est celui de l'*Anobium,* petit Coléoptère xylophage qui creuse des galeries dans les vieux bois des meubles, des boiseries et des parquets. Il arrive, généralement la nuit, que l'*Anobium* tape rythmiquement sa tête contre les parois de ses galeries, provoquant ainsi le bruit appelé « l'horloge de la mort » dans les traditions populaires.

D'autres espèces, comme *Atropos pulsatorium* et *Liposcelis divinatorius,* communs dans les habitations, les musées et les bibliothèques, produisent par percussion des bruits analogues mais plus faibles, qui sont des appels sexuels. Ces bruits ont été à l'origine d'histoires de revenants et de diverses superstitions.

Le substrat peut être frappé par l'extrémité de l'abdomen. Les criquets du genre *Oedipoda* frappent douze coups par seconde. *Bliastes insularis,* Orthoptère Tettigoniide des Antilles, tambourine à l'intérieur de l'écorce des troncs d'arbres morts dans lequels il vit ; trois ou quatre coups se suivent comme quand on frappe à une porte avec l'index.

Stridulation

Les signaux sonores les plus intenses sont produits par des organes stridulants hautement différenciés. Chez les Orthoptères Ensifères (grillons et sauterelles) les sons résultent du frottement des deux élytres l'un contre l'autre.

La stridulation du grillon est vénérée depuis la plus haute antiquité. En Orient, on plaçait l'Insecte dans des récipients de grande valeur, comme des vases de jade, d'ivoire ou de bois précieux. En Toscane et à Florence, le jour de l'Ascension est aussi le jour de la fête du grillon, et plus spécialement du grillon chantant.

Parmi les émissions sonores d'Insectes, celles produites par les grillons sont les plus agréables à l'oreille humaine. *Homoeogryllus japonicus,* une espèce japonaise, est même appelée « cloche d'or » en raison de son timbre particulièrement musical. Cette musicalité du chant des grillons est liée au fait que les espèces de cette famille émettent des sons de fréquence pure, alors que chez les criquets et les sauterelles les émissions sont complexes et s'apparentent à la limite davantage aux bruits, sans fréquence définie, qu'aux sons.

Le système de stridulation du grillon est simple, au moins dans son mécanisme. A sa face interne, chaque élytre est barré transversalement en son tiers antérieur



J. Carayon



A. Margiocco

▶ *A gauche, l'*Anobium, *ou « grande vrillette », est bien connu comme Insecte produisant des signaux acoustiques par percussion ; à droite,* **Ephippiger perforatus** *émet des signaux sonores produits par des organes stridulants.*

par une râpe, ou *pars stridens,* constituée de petites dents. Cette râpe, frottée par le rebord intérieur de l'élytre opposé, ou chanterelle, transmet une série d'ébranlements à l'ensemble de la surface des deux élytres. Chaque dent de la râpe, frottée par la chanterelle, ébranle les élytres d'une seule vibration. Quand ceux-ci ont accompli un mouvement de va-et-vient, une seconde dent est percutée, engendrant ainsi une nouvelle vibration et ainsi de suite. Si bien qu'un seul mouvement de fermeture des élytres assurant le frottement de la quasi-totalité de la *pars stridens* se traduit par une série d'ondes identiques. Le nombre d'ondes par seconde (ou cycles, ou hertz) définit la hauteur du son, ou fréquence. Chez le grillon des champs, elle est de 3 500 Hz.

Chez les sauterelles, les sons émis sont moins harmonieux car plus complexes. Cette différence est due au fait que dans ce cas-ci, le choc d'une dent fait vibrer l'ensemble des surfaces élytrales ; il ne s'agit plus d'un seul aller et retour, mais de toute une série de vibrations qui vont en s'amortissant. La percussion de la dent voisine engendre un nouveau train d'ondes. Le spectre des fréquences des sauterelles est très vaste et s'étend dans les ultra-sons. Certaines espèces, comme *Pycnopalpa bicordata,* la sauterelle-feuille des forêts néotropicales, émettent exclusivement des ultra-sons.

Vibration alaire

La vibration des ailes pendant le vol engendre des ondes de compression et de décompression de l'air et produit ainsi un bruit dont la fréquence fondamentale correspond à la fréquence des battements d'ailes, mais à laquelle s'ajoutent des fréquences secondaires. Chez les Lépidoptères, la fréquence des battements alaires, de l'ordre de vingt par seconde, est trop faible pour être perceptible par l'oreille humaine. Mais des Insectes à battements d'ailes plus rapides produisent en vol des sons audibles. L'abeille vole à raison de deux cent cinquante battements par seconde ; les moustiques du genre *Culex* atteignent deux cent quatre-vingts à trois cent cinquante battements à la seconde. La fréquence est relativement constante pour une espèce donnée, mais varie avec la température, l'âge et le sexe. Généralement, les petites espèces exécutent des mouvements d'ailes plus rapides et produisent des sons plus aigus que les espèces volumineuses.

Vibration de membrane

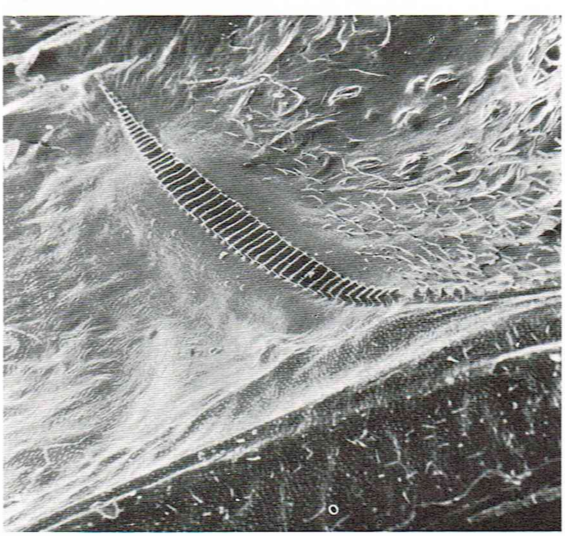
Une membrane tendue sur une cavité peut être animée de vibrations par un jeu musculaire convenable. Ce procédé acoustique est l'apanage des Homoptères, de quelques Hétéroptères Pentatomides et des Lépidoptères Arctiides.

Chez la cigale *Platypleura,* les timbales, fines lames de cuticule, tendues sur une étroite bordure et soutenues par une série de piliers internes, se différencient symétriquement à droite et à gauche dans la région latéro-dorsale, au niveau du premier segment abdominal. Chaque timbale est protégée par une membrane. La structure du premier segment abdominal est entièrement différenciée en vue

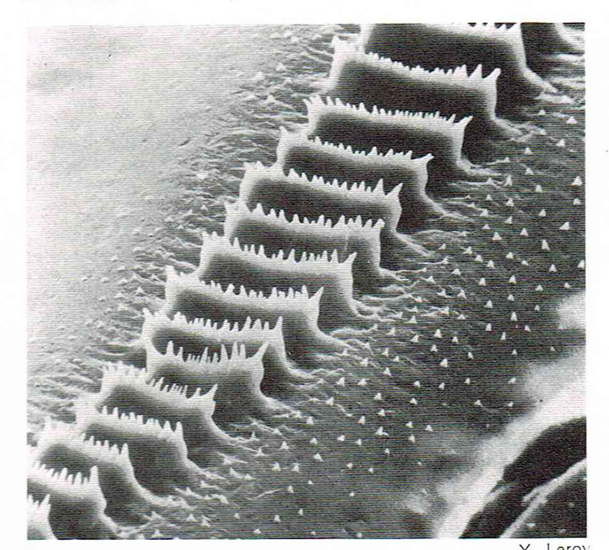


M. Boulard

▲ *Mâle de la cigale rouge* **Tibicina haematodes** *dans son attitude caractéristique d'appel : ailes soulevées, abdomen tendu pour dégager l'appareil sonore dont on aperçoit la cymbale et la membrane jaune du côté gauche.*



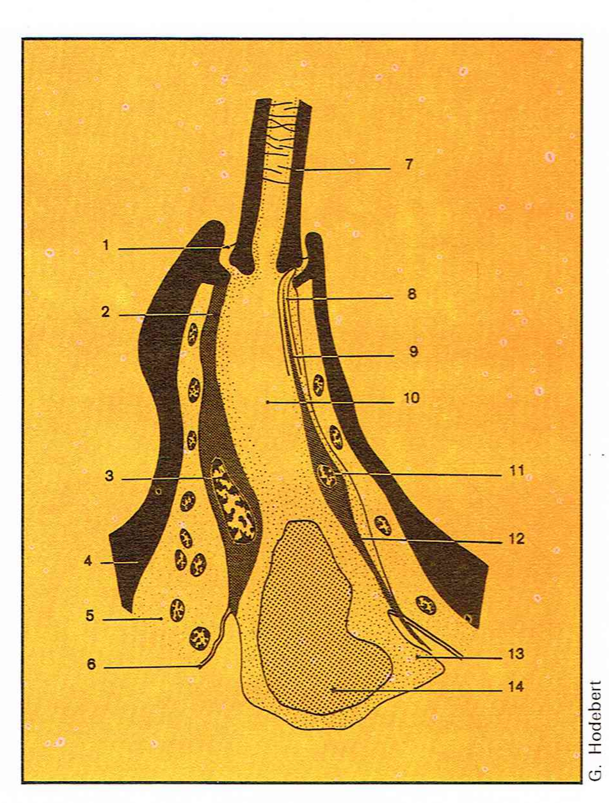
Y. Leroy



Y. Leroy

◄ *A gauche, ensemble des dents (× 45) de la râpe de stridulation d'une sauterelle de forêt tropicale,* **Enochletica ostentatrix** *; à droite, détail de l'une des extrémités (× 450).*

▶ *Représentation semi-schématique de la base d'une sensille trichoïde de la larve d'Aglais : 1, membrane articulaire d'un poil; 2, cellule tormogène; 3, noyau de la cellule tormogène; 4, cuticule; 5, épiderme; 6, membrane basale; 7, base d'un poil; 8, manchon scolopal; 9, dendrite; 10, vacuole; 11, cellule sensorielle; 12, axone; 13, cellule trichogène; 14, noyau de la cellule trichogène.*



G. Hodebert

de permettre la production de sons. Les organes viscéraux sont rejetés dorsalement. La cavité générale est divisée en une lacune ventrale et deux latérales; le reste du segment comprend des arcs de soutien, un ensemble de sacs aériens et une importante musculature oblique.

Utilité des productions sonores

Les sons produits par les Insectes interviennent dans les communications inter- et intraspécifiques.

Communications interspécifiques. On suppose que certaines productions sonores ont pour fonction de protéger les Insectes des prédateurs. Diverses espèces produisent des bruits très peu structurés dont le rythme et la fréquence sont mal définis; ils peuvent être émis à la moindre alarme — ou bien, chez divers Acridiens Tettigoniides et chez les Coléoptères, quand on les touche, ou encore en accompagnement des parades d'intimidation, chez quelques Lépidoptères. Il pourrait exister un mimétisme acoustique. Certains Syrphides, qui ressemblent à des abeilles, bourdonnent comme celles-ci. Un nécrophore, qui ressemble superficiellement à un bourdon, émet, quand il est dérangé, des sons analogues à ceux de son modèle. Les ultra-sons produits par les Arctiides, proies favorites des chauves-souris, auraient pour rôle de brouiller le système de localisation de ces dernières.

Communications intraspécifiques. Les sons qui jouent un rôle dans les relations entre individus d'une même espèce ont généralement une structure spatio-temporelle bien définie. Certaines espèces possèdent un répertoire de quatre, cinq ou six signaux sonores correspondant à des fonctions différentes : l'appel, la cour, l'accouplement, l'agressivité, le combat, la victoire et l'alarme.

Le plus souvent, la production de sons est l'apanage du seul sexe mâle, par exemple, chez le grillon. Chez certaines espèces, les femelles émettent aussi des sons, mais souvent moins intenses, moins structurés, et parfois réduits à des cliquetis; c'est le cas des Tettigoniides Phanéroptères.

Chez les Insectes sociaux, les signaux sonores peuvent être liés à d'autres fonctions que la reproduction. Pendant la danse qui sert à indiquer la direction et la distance d'une nouvelle source de nourriture, les abeilles ouvrières émettent des sons.

Dans les nuées de criquets migrateurs, le bruit du vol a des rôles divers. Il pourrait augmenter ou maintenir un niveau élevé de réactivité générale chez les Insectes en migration. Il pourrait assurer la cohésion du groupe et être responsable du maintien pendant le vol de la cohésion entre les individus. Le vol d'un individu isolé est audible pour un autre individu placé à trois mètres. Un vol individuel, comme un vol massif, peut inciter à l'envol des criquets au repos qui le perçoivent acoustiquement.

Audition et mécanoréception

Il n'y a pas, chez les Insectes, d'organes des sens nettement localisés et définis, comme chez les Mammifères, à l'exception des yeux simples et composés. L'ouïe, la proprioception, le tact, l'olfaction et le goût dépendent de cellules sensorielles de divers types, isolées ou groupées, réparties sur tout le corps et plus spécialement au niveau des antennes et des pattes. On distingue essentiellement trois types d'unités sensorielles : les sensilles trichoïdes, les sensilles campaniformes et les scolopidies.

Sensilles trichoïdes

Les *sensilles trichoïdes* sont de petits organes inclus dans le tégument, comprenant chacun une ou plusieurs cellules sensorielles. Elles ont l'aspect de poils articulés sur une dépression membranaire. Le poil est produit par une *cellule trichogène,* et la membrane basale par une *cellule tormagène*. Les sensilles trichoïdes affectées à la mécanoréception ne comprennent généralement qu'une seule cellule sensorielle, alors que celles qui ont un rôle dans la chimioréception en contiennent plusieurs. Les cellules sensorielles sont bipolaires; le processus dendritique distal est entouré d'un manchon cuticulaire, ou *scolopale,* fermé ou ouvert; le dendrite s'étend dans la cavité axiale du poil. Le mouvement du poil entraîne la courbure du dendrite, qui donne alors naissance à un potentiel d'action. Parfois, seules les déformations produites dans une direction donnée sont perçues. La réponse sensorielle est souvent liée aux seuls mouvements d'abaissement et de relèvement du poil (réponse phasique), mais parfois elle se maintient pendant toute la durée de la courbure du poil (réponse tonique).

Les réponses phasiques sont le fait des poils tactiles des antennes et des tarses. Certains poils assurent la perception de vibrations acoustiques; c'est le cas des sensilles de l'abdomen et des cerques chez les Orthoptères; on sait aussi que les sensilles du tégument des chenilles répondent à des sons compris entre 32 et 1 000 Hz. Les sensilles à réponse phasique perçoivent également des souffles d'air très lents (4 cm/s).

Les récepteurs toniques se groupent souvent en plage. On les rencontre souvent au pôle antérieur de la tête; ils servent alors à apprécier l'orientation et la vitesse des courants d'air et jouent un rôle dans l'orientation pendant le vol et à l'envol (par exemple, chez le criquet migrateur). Les récepteurs toniques sont surtout importants au niveau des articulations, où ils fonctionnent comme des propriocepteurs et contrôlent la plupart des mouvements comme le vol, la marche, la capture des proies, mais aussi l'orientation par rapport à la pesanteur.

Il n'y a pas de vrais statocystes chez les Insectes, mais des organes similaires ont été signalés chez *Dorymyrmex,* un Hyménoptère, et chez *Anoplotermes,* un Isoptère. On rencontre aussi des organes de ce type, les organes de Palmen, chez les Éphémères.

Sensilles campaniformes

Les *organes campaniformes* apparaissent comme des plages de fine cuticule, ovoïdes et bombées au centre. Un seul dendrite encapuchonné dans un scolopale dessert cette sensille; les sensilles peuvent se grouper localement. Les organes campaniformes sont particulièrement nombreux à la base des ailes et des haltères des Diptères. On en rencontre aussi à divers niveaux des pattes, sur le trochanter, la base des fémurs, le tibia et sur chaque article du tarse. Ils enregistrent les forces de pression et sont mis en action par le poids du corps quand l'Insecte repose sur ses pattes.

Scolopidies

Les *scolopidies* sont des unités sensorielles tricellulaires complexes qu'on retrouve sous différentes formes et divers modes de groupements dans plusieurs organes sensoriels des Insectes. Elles ne sont généralement pas visibles extérieurement. Chaque scolopidie est constituée par la succession de trois cellules, la cellule sensorielle, la cellule intermédiaire enveloppante, ou scolopale, et la cellule-capuchon, terminale. Le dendrite distal pénètre

dans la cellule intermédiaire, entouré par son capuchon scolopal.

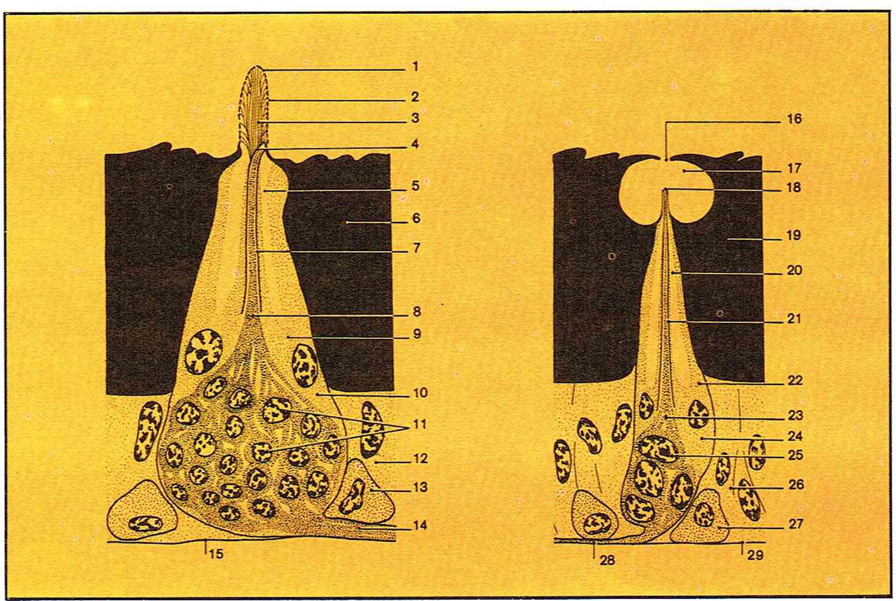
Les scolopidies se groupent en faisceau et constituent les *organes chordotonaux* tendus entre deux points cuticulaires. On compte quatre-vingt-dix organes chordotonaux distribués métamériquement dans les parois tégumentaires des larves de drosophiles. Des organes chordotonaux trouvent place dans le thorax de nombreux Insectes, au niveau de l'insertion des ailes. Mais ils sont surtout situés dans les pattes; chacune d'entre elles en possède quatre qui groupent chacun un nombre variable de scolopidies (jusqu'à trois cents chez les sauterelles).

Au niveau des pattes, les scolopidies se groupent par quelques dizaines à la partie proximale du tibia, en un organe spécial, dit *subgenual*. D'un côté, les scolopidies prennent appui sur la cuticule par des prolongements de cellules accessoires, de l'autre, les cellules sensorielles s'adossent à une trachée. L'organe subgenual comprend fréquemment deux faisceaux distincts de scolopidies; c'est le cas chez les Odonates, les Dictyoptères et les Orthoptères. L'organe subgenual est sensible aux vibrations du substrat et à celles transmises par l'air si elles sont suffisamment intenses pour faire vibrer la patte elle-même.

Les organes chordotonaux situés dans le second article des antennes sont appelés *organes de Johnston*. Ils sont bien développés chez tous les Ptérygotes adultes, et réduits chez les larves. Ils sont très importants chez les moustiques mâles dont la base de l'antenne est élargie à leur niveau. L'organe de Johnston est sensible aux mouvements du flagelle antennaire. Chez la mouche en vol, l'organe de Johnston joue le rôle d'indicateur de vitesse. Il sert également à la perception des sons chez les Diptères; les mâles localisent les femelles acoustiquement. Le flagelle antennaire, d'aspect plumeux, est mis en vibration par les ondes vibratoires. A une fréquence du flagelle identique aux sons produits par la femelle sexuellement mûre, le mâle répond par des comportements de saisie et d'agrippement typiques de l'accouplement. L'organe de Johnston pourrait en outre permettre au moustique de s'orienter par rapport à la source sonore. Les organes de Johnston présents chez les Insectes aquatiques les aideraient à s'orienter dans l'eau (notonecte) ou à la surface (gyrin).

Les organes chordotonaux peuvent être spécialisés dans la réception des sons. Ils sont les éléments essentiels des *organes tympaniques* qui comprennent aussi une fine surface cuticulaire, ou membrane tympanique, tendue sur une cavité remplie d'air. L'organe chordotonal s'insère sur le tympan et comprend une seule scolopidie chez l'Hétéroptère *Plea,* mais quinze cents chez les cigales. Les organes tympaniques se trouvent encastrés dans le tibia des pattes prothoraciques chez les grillons et les sauterelles, dans le mésothorax chez les hydrocorises, dans le métathorax chez les noctuelles et dans l'abdomen chez les criquets, les cigales, les pyrales et les Géométrides. La structure exacte des organes tympaniques, qui varie selon les groupes, est souvent fort complexe. Les scolopidies se groupent en plusieurs faisceaux chez les grillons et les sauterelles. L'organe tympanique tibial comprend un organe chordotonal principal, ou *crête acoustique,* qui s'étend longitudinalement à l'axe de la patte, et un *organe chordotonal intermédiaire* surmonté par l'organe subgenual. Les mouvements de la membrane tympanique stimulent les cellules sensorielles de l'organe chordotonal. Selon les ordres et les familles, la bande de fréquence des sons perçus est très variable. Les sauterelles sont sensibles à des sons compris entre 1 kHz et 100 kHz, les criquets entre 100 Hz et 50 kHz, les grillons entre 200 Hz et 15 kHz, les cigales entre 100 Hz et 15 kHz et les noctuelles entre 1 et 240 kHz.

Les récepteurs acoustiques peuvent fonctionner de deux manières. Ils sont sensibles soit aux variations de pression émanant de la source sonore, soit aux déplacements d'air ou de particules que provoquent les vibrations. Ce second type de récepteurs permet à l'Insecte de localiser la source sonore. Une sauterelle tend à se placer dans un champ sonore de manière que les tympans symétriques reçoivent des stimulations identiques.



G. Hodebert

▲ ***Coupe semi-schématique à travers les organes chimiorécepteurs; à gauche, récepteur à pinceau : 1, extrémité en pinceau; 2, ouverture dans la cuticule; 3, ramifications dendritiques; 4, sortie des dendrites du manchon scolopal; 5, vacuole; 6, cuticule; 7, manchon scolopal; 8, dendrites; 9, cellule trichogène; 10, cellule tormogène; 11, neurones sensoriels; 12, épiderme; 13, cellule glandulaire; 14, nerf; 15, membrane basale; à droite, récepteur à fossette: 16, ouverture à l'extérieur; 17, fossette; 18, ouverture dans la cavité intracuticulaire; 19, cuticule; 20, vacuole; 21, manchon scolopal; 22, cellule tormogène; 23, dendrites; 24, cellule trichogène; 25, neurones sensoriels; 26, épiderme; 27, cellule glandulaire; 28, nerf; 29, membrane basale.***

Chimioréception

Les stimulations chimiques sont appréhendées soit comme odeurs (olfaction), soit par contact direct avec les récepteurs (gustation). Les *sensilles chimioréceptrices,* réparties sur tout le corps, sont spécialement abondantes au niveau des antennes, des pièces buccales et des pattes.

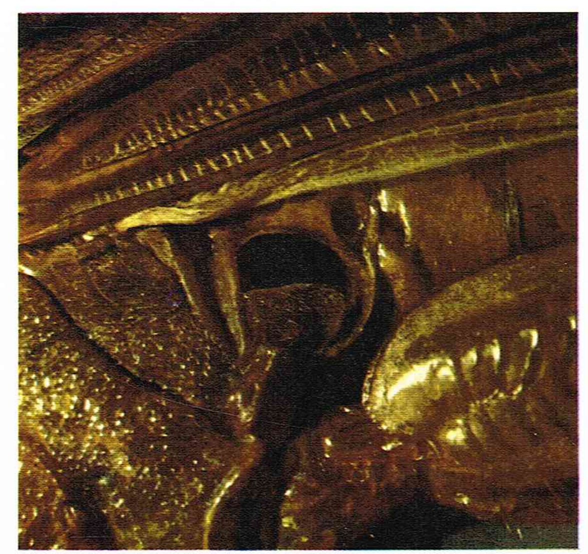
Olfaction

Il y a deux types principaux de récepteurs, à pinceau et à fossette.

Les récepteurs olfactifs à pinceau sont des sensilles qui comprennent plusieurs cellules sensorielles (jusqu'à cinquante), dont les dendrites, après avoir traversé le manchon scolopal, s'étalent à l'extérieur où ils se subdivisent en ramifications très ténues. L'ensemble est recouvert d'une fine couche de cuticule percée de pores ayant 0,1 μ de diamètre. De tels organes olfactifs sont présents sur les antennes de la plupart des Insectes.

Les récepteurs à fossettes existent dans les antennes d'Orthoptères et les mandibules d'abeilles. Le pinceau de trois à quatre dendrites ne fait pas saillie en surface mais s'ouvre dans une cavité sphérique creusée dans la cuticule et en relation avec l'extérieur par un pore.

Les sensilles olfactives peuvent être isolées comme dans les cas précédents ou groupées par dizaines ou centaines, au niveau des palpes labiaux chez les Lépidoptères ou du troisième article antennaire chez les Diptères Cycloraphes. Elles comprennent plusieurs cellules sensorielles, dont chacune répond à une catégorie différente de substances chimiques ou à une seule, tout à fait spécifique. Plus le nombre de sensilles est élevé, plus le seuil de perception olfactive est bas, et plus large est l'éventail des produits décelables.



A. Margiocco

◀ ***Base de l'abdomen d'un Acridien, vu de côté, montrant la position des organes tympaniques, éléments essentiels de la réception des sons.***



J. Carayon

▲ *La mouche bleue* Cynomyia mortuorum, *comme la plupart des Insectes, porte au niveau des tarses et des pièces buccales des organes chimiorécepteurs dont la sensibilité très élevée s'exerce de façon importante, notamment dans le comportement alimentaire.*

Les stimulations olfactives ont des effets attractifs ou répulsifs sur les Insectes et déclenchent des comportements de quête ou d'évitement. La détection de la nourriture est souvent de nature olfactive. Le nécrophore est attiré par l'ammoniac, le doryphore par l'acétaldéhyde de la pomme de terre, et la philanthe, encore appelée le « loup des abeilles », reconnaît ses proies à leur odeur. Les lieux de ponte sont souvent recherchés olfactivement. Ainsi, les femelles de la mouche *Lucilia sericata,* qui déposent habituellement leurs œufs sur la toison des moutons, sont attirées par l'odeur de la laine. *Rhyssa,* un Hyménoptère parasite, est capable de découvrir olfactivement *Sirex,* sa larve-hôte, cachée dans une galerie située à plusieurs centimètres de la surface de l'écorce de l'arbre.

Gustation. Chimiorécepteurs de contact

Les chimiorécepteurs de contact sont des sensilles trichoïdes, qui comprennent chacune de quatre à six cellules sensorielles, dont les dendrites affleurent l'extrémité du cône trichoïde. Les tarses et les pièces buccales de la plupart des Insectes portent des sensilles de ce type. On en trouve également au niveau des ovipositeurs des Gryllides et Ichneumides, ainsi qu'à la surface de la trompe des mouches. Le contact avec une substance chimique déterminée est nécessaire pour faire apparaître un potentiel d'action dans la cellule réceptrice spécialisée.

La chimioréception de contact est surtout importante dans les comportements alimentaires. Les Insectes semblent capables de distinguer le sucré, le salé, l'acide et l'amer, et de différencier différents types chimiques de sucres. La sensibilité des chimiorécepteurs peut être très élevée; des mouches *Calliphora* ou des papillons *Pyrameis* sont capables de détecter, avec leurs tarses, une solution de sucre diluée à 1/12 800 mole et même davantage, alors que chez l'homme, le seuil de concentration auquel une solution est reconnue comme sucrée est de 1/16 ou 1/32 mole.

▼ *Femelle de* Bombyx mori, *appelant le mâle en faisant saillir les glandes orangées à « phéromone ».*



J. Carayon

Phéromones

Les phéromones sont des substances chimiques libérées par un individu et capables de déclencher une réaction appropriée chez un congénère. Les glandes sécrétrices sont situées au niveau de l'abdomen chez les femelles de Lépidoptères, des mandibules chez les Hyménoptères, et des ailes chez les mâles de Lépidoptères, où elles sont appelées *androconies*. Les phéromones sont des produits volatils ou consistants; leur perception tient de l'olfaction ou du goût.

Les phéromones interviennent dans le comportement sexuel et aussi dans les effets de groupe chez les Insectes grégaires ou sociaux. Les glandes qui libèrent les phéromones sexuelles sont très variées. Chez les femelles de Lépidoptères, les plages odoriférantes se rencontrent parfois sur la dernière membrane intersegmentaire, qui est mise à découvert par l'élongation de l'abdomen *(Phalera bucephala)*. Dans le genre *Cuculia,* la membrane sécrétrice se localise sur un bourrelet annulaire, qu'un afflux de sang fait saillir en relief. Chez de nombreux Lymantriidae, les femelles vierges émettent les phéromones sexuelles par des mouvements de va-et-vient de l'ovipositeur, qui entraînent des étirements et des contractions répétés de l'épiderme sécréteur, plissé dorsalement, qui constitue la glande proprement dite. Chez *Bombyx mori* l'appareil sécréteur est représenté par deux sacs intersegmentaires dévaginables. Dans les genres *Vanessa* et *Zygena,* les glandes sécrétrices sont situées en profondeur dans le huitième segment abdominal et communiquent avec l'extérieur par de fins canaux, qui s'élargissent en entonnoir par extension de l'ovipositeur, au moment où diffuse la phéromone.

Les phéromones sexuelles ont été isolées, analysées, puis synthétisées. Selon les groupes, elles possèdent de dix à dix-huit atomes de carbone et ont un poids moléculaire compris entre cent quatre-vingts et trois cents. La phéromone sexuelle de *Bombyx mori* a été identifiée en 1961-1962 par Butenandt.

L'émission de phéromones sexuelles n'est ni constante, ni passive. Chez *Bombyx mori,* l'ablation des ganglions cérébroïdes ou leur simple déconnexion supprime le comportement d'appel sexuel des femelles. Au moment de l'émission de phéromone, la femelle reste au repos en un point précis; elle exécute des battements d'ailes lorsqu'un mâle arrive à proximité. Lorsqu'ils sont sexuellement mûrs, les mâles se livrent, toujours aux mêmes heures, à une quête active de leur partenaire. Leur comportement varie selon qu'ils ont pénétré ou non dans le champ olfactif d'une femelle. Dans la première étape de la recherche, qui se fait au hasard, le mâle vole en remontant les faibles courants de vents, puis se déplace dans le sens du vent et de nouveau le remonte. Dès qu'il perçoit la phéromone, le papillon remonte le gradient olfactif et atteint ainsi facilement la femelle émettrice. Le rayon d'attraction d'une femelle est très difficile à déterminer. Il dépend, en particulier, de la nature du terrain et de la turbulence ainsi que de la vitesse des vents. Il est possible de piéger des espèces nuisibles en utilisant les phénomènes d'attraction sexuelle.

Les ouvrières d'abeilles mélipones *(Trigona postica)* badigeonnent de sécrétions mandibulaires chaque touffe d'herbe et chaque pierre, traçant ainsi un chemin odoriférant entre la ruche et les sources alimentaires intéressantes. Les fourmis tracent aussi des chemins

odoriférants grâce à leur glande de Dufour, leur glande à poison ou leur glande de Pavan. Une ouvrière trace un itinéraire en déposant des taches d'une substance chimique spécifique. Les fourmis suivantes marquent, à leur tour, le chemin qui devient un véritable rail odoriférant. Ces chemins sont dessinés soit lors d'explorations, soit pour favoriser le recrutement des ouvrières vers une bonne source de nourriture. Chez les fourmis nomades, les tracés sont d'autant plus indispensables qu'ils sont suivis par tous les membres de la colonie, dont beaucoup sont aveugles. Dans une société de fourmis, lorsqu'un membre de la colonie est attaqué, il émet une *substance d'alarme* qui attire les congénères et les rend agressives vis-à-vis des intrus.

Chez les Insectes sociaux, il existe de nombreuses autres phéromones, qui remplissent des fonctions variées. L'un des ensembles de phéromones les plus étonnants est celui de la reine d'abeille; il assure le maintien de la structure sociale de la colonie. Quant on enlève une reine de la ruche, son absence est vite repérée par les ouvrières, qui, au bout de quelques heures, se mettent à construire quelques cellules royales en élargissant certaines cellules d'ouvrières dont les larves, spécialement bien nourries, pourront se développer en reine. Quand la reine est présente dans la ruche, elle produit en permanence une phéromone qui incite les ouvrières à ne construire que des alvéoles d'ouvrières. Cette phéromone, un acide 9-oxodécénoïque, est produite par des glandes situées dans les mandibules, et se répand sur tout le corps de la reine. Sa propagation s'effectue lorsque les ouvrières lèchent la reine puis, par trophallaxie, entre les ouvrières. La présence de la reine inhibe le développement des ovaires des ouvrières en même temps qu'elle inhibe la construction de cellules royales. Enfin, une autre phéromone, l'acide 9-hydroxydécénoïque, également d'origine mandibulaire, attire les ouvrières et assure leur cohésion dans l'essaim, au moment de la formation d'une nouvelle colonie.

Locomotion

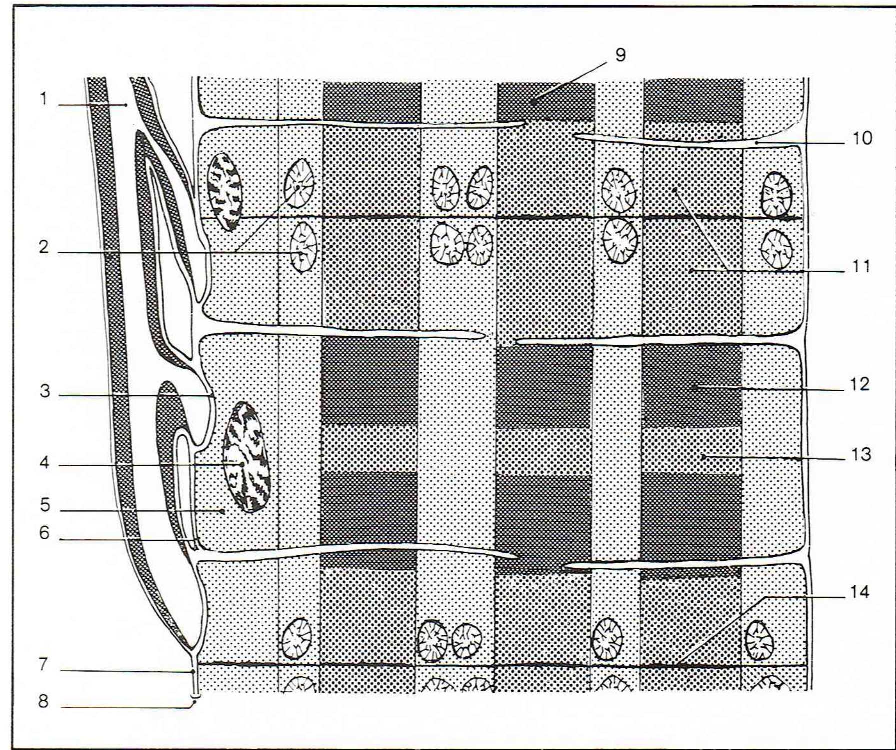
Tous les muscles des Insectes, que ce soient les muscles viscéraux entourant le tube digestif ou le cœur, ou des muscles squelettiques assurant les mouvements locomoteurs, sont constitués de *fibres striées*. On ne leur connaît pas de muscles lisses. Des invaginations de cuticule, ou *apodèmes*, matérialisent les zones d'insertion des muscles, qui sont, contrairement à ceux des Vertébrés, dépourvus de tendons.

Tous les muscles des Insectes sont construits sur le même plan malgré d'importantes variantes. Ils comprennent des unités allongées et multinucléées, les *fibres*, qui sont dotées d'éléments contractiles, les *myofibrilles*. Une *fibre musculaire* d'Insecte est de la longueur du muscle. Chaque fibre est limitée par une double enveloppe, ou *sarcolemme*, qui comprend une membrane basale externe et une membrane plasmatique interne. Cette dernière s'invagine transversalement d'une manière régulière et est responsable de ce qu'on appelle le système tubulaire transversal, ou *système « T »*.

La fibre musculaire se caractérise par la présence de *myofibrilles*, enrobées par le *sarcoplasme*, où sont situés les noyaux. Les mitochondries sont toujours en contact étroit avec les myofibrilles, qui sont composées de deux types de filaments, la myosine et l'actine, correspondant à deux catégories de molécules protéiques.

On appelle *sarcomère* l'unité protéique de la fibrille. Les limites des sarcomères apparaissent transversalement et correspondent aux *disques « Z »*. Entre deux disques Z, chaque sarcomère présente cinq zones : alternativement claires et foncées, les bandes limitrophes des disques Z ou *bandes « I »*, la *bande « A »* qui contient en son centre la *bande « H »*; d'où la succession : Z.I.A.H.A.I.Z. Les bandes « A », plus foncées, correspondent à l'empilement des filaments d'actine et de myosine, la bande « H » aux seuls filaments de myosine, et les bandes « I » aux filaments d'actine. Lors de la contraction, le système double de filaments coulisse, la distance entre deux disques Z diminue et la bande H disparaît. On suppose que, peut-être, les filaments eux-mêmes se plissent en accordéon, accusant ainsi la contraction de la fibrille.

La disposition des fibres musculaires varie selon les parties du corps, et selon les différentes espèces d'Insectes.



G. Hodebert

▲ ***Coupe schématique montrant les constituants essentiels d'un muscle d'Insecte : 1, axone; 2, mitochondries; 3, jonction nerf-muscle; 4, noyau; 5, sarcoplasme; 6, membrane plasmatique; 7, membrane basale; 8, sarcolemme; 9, fibrilles; 10, tubule T; 11, bande I; 12, bandes A; 13, bande H; 14, disque Z.***

Chez de nombreux Insectes, les muscles des pattes et du tronc sont du type *tubulaire* en raison de l'agencement radial des myofibrilles autour d'un axe de sarcoplasme contenant les noyaux; les mitochondries sont disposées soit à la périphérie, soit sans ordre particulier.

Les muscles alaires des Odonates et des Dictyoptères sont aussi de ce type. Ils contiennent des mitochondries énormes qui peuvent occuper jusqu'à 40 % du volume des fibres. Cette particularité est liée au taux élevé du métabolisme de ces muscles. Les muscles du vol des Hyménoptères, des Coléoptères, des Diptères, des Homoptères et des Hétéroptères sont caractérisés par des fibrilles de grand diamètre (5 μ). Les noyaux sont répartis entre les fibrilles, et les mitochondries sont volumineuses et appliquées contre les myofibrilles. La grande concentration de cytochromes dans ces muscles leur donne une couleur rose ou jaune.

Chez les larves d'Aptérygotes, dans les pattes de quelques adultes de Ptérygotes et dans les muscles alaires des Lépidoptères et des Orthoptères, les myofibrilles occupent le centre de la fibre musculaire, et les noyaux rejetés à la périphérie s'aplatissent contre le sarcolemme; les mitochondries, volumineuses, s'insinuent entre les myofibrilles; des trachéoles pénètrent dans les fibres musculaires.

Les muscles qui assurent le mouvement des organes internes, comme le cœur, le tractus digestif et l'appareil reproducteur, ont souvent une activité irrégulière et lente. L'une des particularités de ces muscles viscéraux est l'existence de relations entre les fibres musculaires voisines, soit à l'échelle cellulaire par des anostomoses, soit à l'échelle ultramicroscopique par des desmosomes.

Les muscles ont pour rôle essentiel d'assurer les fonctions du mouvement. Les différents modes de locomotion sont tributaires de jeux musculaires complexes. Certains Insectes sont capables de traîner ou de soulever des poids supérieurs à celui de leur propre corps. Les Insectes sauteurs font parfois des bonds de plus d'un mètre. Ces performances sont liées à leur faible taille; en effet, la puissance d'un muscle varie globalement avec le carré du diamètre de sa section et la masse de l'Insecte varie avec le cube de ce même diamètre. Plus la masse du corps diminue, plus les muscles gagnent en puissance. Le pouvoir absolu d'un muscle est défini par le poids maximal qu'il peut soulever par cm^2 de section. Le pouvoir absolu du muscle de la patte métathoracique de la grande sauterelle verte *(Tettigonia viridissima)* est de 4,7 kg/cm^2; à titre de comparaison, signalons que chez l'homme cette valeur varie entre 6 et 10 kg/cm^2.



A. Margiocco



A. Margiocco

▲ *Les différents modes de locomotion des Insectes sont tributaires de jeux musculaires complexes : la marche caractérise certains, comme ces fourmis et ces termites, aptères, que l'on voit en lutte, à gauche ; d'autres, comme le criquet* Locusta migratoria, *à droite, sautent pour se déplacer ou fuir rapidement.*

Marche

Chaque patte est capable d'exécuter différents types de mouvements : protraction, rétraction, extension, flexion, etc. Les forces utilisées pour la marche s'exercent dans différentes directions (forces horizontales, vers l'avant au niveau de l'articulation coxale, ou vers l'arrière au niveau du tarse, forces verticales vers le haut du muscle rétracteur de la patte, ou vers le bas au niveau du tarse, force axiale oblique, etc.). Quand un Insecte marche, ses pattes se meuvent dans un ordre défini, selon un double principe : les pattes symétriques se meuvent toujours en alternance, et aucune patte ne se lève tant que la patte qui lui succède n'est pas au sol. Les mouvements des pattes sont contrôlés par le système nerveux central et par les propriocepteurs des pattes.

Saut

Les Orthoptères et quelques Coléoptères, Homoptères, Siphonaptères et Collemboles sautent pour se déplacer ou fuir rapidement. Chez les premiers, c'est la détente des pattes qui provoque le saut, chez les Collemboles, c'est celle d'un appendice abdominal complexe, la furca. Le saut du criquet, particulièrement spectaculaire, a été bien étudié. L'extension rapide du tibia métathoracique projette le criquet en l'air. La puissance de ce mouvement est due aux muscles extenseurs du tibia qui se logent dans le fémur dilaté ; ces muscles comprennent une série de courtes fibres insérées obliquement sur les apodèmes et qui exercent une force de 800 g au niveau des apodèmes. Chez la puce, les muscles du saut sont logés dans le thorax et déterminent le mouvement du fémur.

Reptation

Les larves de nombreux Insectes holométaboles progressent par reptation. Ce mode de locomotion implique une cuticule déformable et une musculature longitudinale appropriée, assurant la progression de vagues segmentaires de contraction. Chez les chenilles, l'action de la turgescence par afflux rythmique d'hémolymphe au niveau des pattes s'ajoute au jeu des muscles au niveau des fausses-pattes. Les méthodes de reptation varient selon les différents types de larves.

Nage

Parmi les Insectes aquatiques, la plupart nagent en pleine eau grâce aux mouvements des pattes métathoraciques et parfois des mésothoraciques. Les tarses et les tibias présentent un aplatissement antéro-postérieur et prennent l'aspect de palettes. Pour la nage, contrairement à ce qui se passe pour la marche, les deux pattes métathoraciques évoluent simultanément, exception faite cependant pour le Coléoptère *Hydrophilus*.

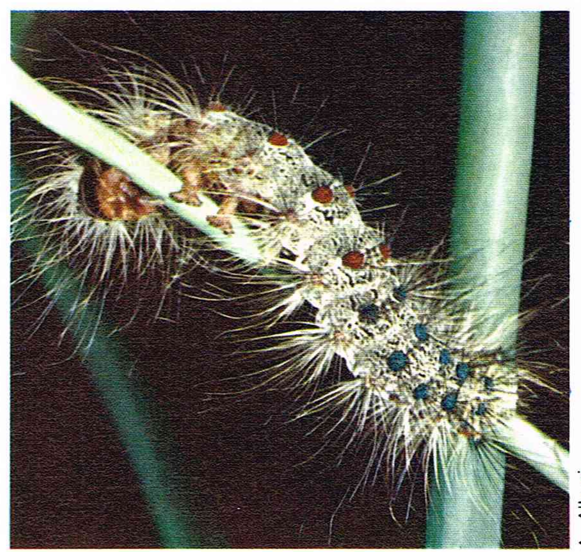
La force qu'exerce la patte dans l'eau est proportionnelle à sa surface et au carré de la vitesse de ses mouvements. La plupart des Insectes aquatiques ont un profil hydrodynamique, et sont aplatis dorso-ventralement, offrant ainsi un minimum de résistance à la pression de l'eau. Cet aplatissement favorise en outre la stabilité horizontale de l'Insecte. Le contrôle des plongées est assuré par les antennes, les yeux et les mécano-récepteurs des pattes. La vitesse de la nage varie selon les espèces. L'*Acilius* peut atteindre 35 cm/s et le gyrin 100 cm/s. De nombreuses larves aquatiques apodes progressent dans l'eau par des mouvements ondulatoires, souvent très complexes.

Locomotion à la surface de l'eau

Quelques espèces d'Insectes sont capables de se tenir à la surface de l'eau et même de s'y déplacer. *Podura aquatica,* un Collembole, possède une cuticule hydrofuge non mouillable. Un tube ventral, dépendant du premier segment abdominal, assure l'ancrage à la surface de l'eau, grâce à son extrémité mouillable. Les griffes des pattes, également mouillables, permettent la progression sur l'eau, tandis que l'Insecte accomplit des bonds grâce à la détente de sa furca caudale. Les autres Insectes aquatiques se déplacent à la surface de l'eau, soit en marchant normalement *(Hydrometra)*, soit en utilisant leurs pattes mésothoraciques comme des rames mues synchroniquement *(Gerris)*.

Vol

Chez les Arthropodes, le vol est l'apanage des seuls Insectes adultes. Les mouvements des ailes pendant le vol sont complexes ; les uns, mouvements d'abaissement et de relèvement, résultent de contractions et relaxations alternées des muscles dorso-ventral et basilaire du thorax, les autres sont dus à des torsions du thorax par



A. Allegri

▶ *Chez les chenilles et les larves de nombreux Insectes holométaboles, ici une larve de Limantridé, la progression se fait par reptation.*

des muscles verticaux et longitudinaux qui ne sont pas seulement liés au système alaire.

La fréquence des battements alaires varie considérablement selon les espèces; chez les papillons, on compte de quatre à vingt mouvements par seconde. Chez le criquet *Schistocerca*, de quinze à vingt, chez l'abeille et la mouche domestique environ cent quatre-vingt-dix. Chez *Forcipomyia*, un très petit Diptère, le nombre de battements d'ailes est de mille par seconde. Quand les battements d'ailes sont lents (de l'ordre de trente par seconde), chaque mouvement correspond à une impulsion nerveuse; quand ils sont plus rapides, chaque impulsion nerveuse est à l'origine d'une succession de contractions musculaires dites *myogéniques*, qui sont liées à la structure fibrillaire particulière des muscles du vol. Dans ce cas, la fréquence des battements d'ailes dépend des propriétés des muscles et non seulement du système nerveux.

Le vol est conditonné par de nombreux facteurs, les uns externes, les autres internes. Parmi les facteurs externes, il faut citer la lumière, la vitesse du vent, le degré hygrométrique, et la température; parmi les facteurs internes, l'état de développement de la musculature, la quantité de substances énergétiques disponibles, la température du corps, l'état de maturité sexuelle et le degré de satiété exercent une influence sur le vol.

Même lorsque toutes les conditions internes et externes sont favorables, le vol doit encore être suscité par quelques stimulations; l'intensité de la lumière ou le passage rapide de l'ombre à la lumière (rôle des nuages) peuvent suffire, mais la perception d'un stimulus plus précis est souvent nécessaire; la mouche tsé-tsé s'envole dès qu'elle perçoit le mouvement d'un objet quelconque qui rappelle l'hôte qu'elle cherche à piquer, même s'il s'agit d'un leurre grossier. La perception de l'odeur de la phéromone produite par la femelle, la plante-hôte ou l'animal-hôte déclenchent aussi l'envol. Chez les criquets migrateurs, l'agitation se propage de sujet à sujet et favorise les envols massifs. Des phénomènes internes, comme le taux de glucose sanguin, et des besoins alimentaires ou sexuels, poussent également les Insectes à s'envoler.

La vitesse de vol est différente selon les espèces; ainsi, le criquet *Schistocerca* peut atteindre 20 km/h, mais l'abeille ne dépasse pas 9 km/h et le moustique 5 km/h. L'Insecte peut voler chaque jour pour accomplir les déplacements nécessaires à sa survie : recherche de nourriture, parade sexuelle, ponte, soins à la progéniture; cependant, il arrive parfois que toute autre activité cessant, les Insectes accomplissent d'énormes déplacements migratoires. Le plus souvent ces vols s'effectuent par groupes compacts de milliers d'individus; les vols de vanesses, les migrations du papillon monarque *(Danaus plexippus)*, qui vole au printemps de la Californie vers le Canada, et inversement en automne, en sont deux exemples. En Afrique, les vols massifs de criquets (les sauterelles de la Bible) peuvent s'étendre sur 10, voire 100 et même 200 km² et peuvent progresser à raison de 40 km par jour.


I. Bucciarelli

▲ *Un groupe de Coléoptères,* **Aulonogyrus concinus**; *ces Insectes aquatiques nagent en tournoyant à la surface de l'eau.*

Reproduction

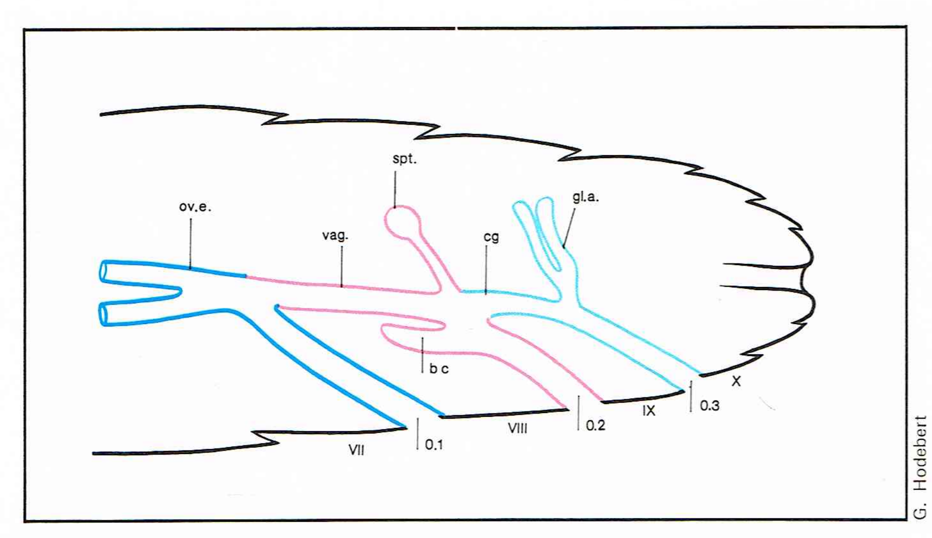
Chez les Insectes, les appareils génitaux mâles et femelles sont, à de rares exceptions près, portés par des individus différents; le gonochorisme est donc habituel.

Appareil reproducteur

Les éléments essentiels, les gonades, qui produisent les gamètes, et les gonoductes, ou conduits évacuateurs de ces gamètes, se développent précocement et de manière très comparable dans les deux sexes. Souvent, dès le début du développement embryonnaire, on voit apparaître au pôle postérieur de l'œuf un petit groupe de *cellules sexuelles primordiales*. Au cours de la différenciation des feuillets, ces cellules émigrent et vont constituer, le long d'une série de sacs cœlomiques abdominaux, deux groupes latéraux symétriques accolés au mésoderme, qui les enveloppera bientôt. Ainsi prennent naissance les deux ébauches des gonades qui, d'abord


J. Legrand

◀ *Le vol caractérise, chez les Arthropodes, les seuls Insectes adultes; ici un Diptère,* **Syrphus balteatus.**



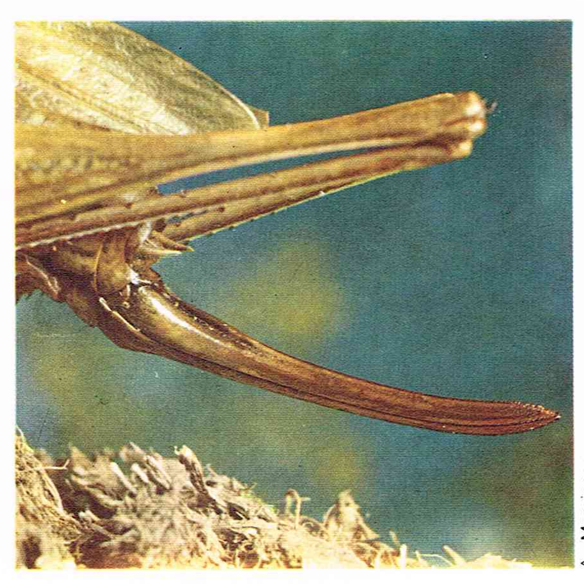
G. Hodebert

entières, sont secondairement subdivisées par des cloisons longitudinales en des lobes identiques, les futurs *ovarioles* et *lobes testiculaires*, plus ou moins nombreux.

Sous les gonades et en arrière, les diverticules cœlomiques ventraux, devenus jointifs, forment les ébauches des gonoductes qui s'étendent primitivement jusqu'à la paroi du dixième sternite, où elles restent attachées dans les embryons mâles. Dans les embryons femelles, ces ébauches, après dégénérescence de la partie distale, fixent leurs extrémités libres, renflées en ampoules, au bord postérieur du sternite VII. C'est beaucoup plus tard, pendant la vie larvaire seulement, que s'organise l'ensemble des voies et annexes génitales ectodermiques. Créé par une série d'invaginations, généralement impaires et médianes, de la paroi ventrale de l'abdomen, cet ensemble est très différent dans les deux sexes, très varié et souvent complexe.

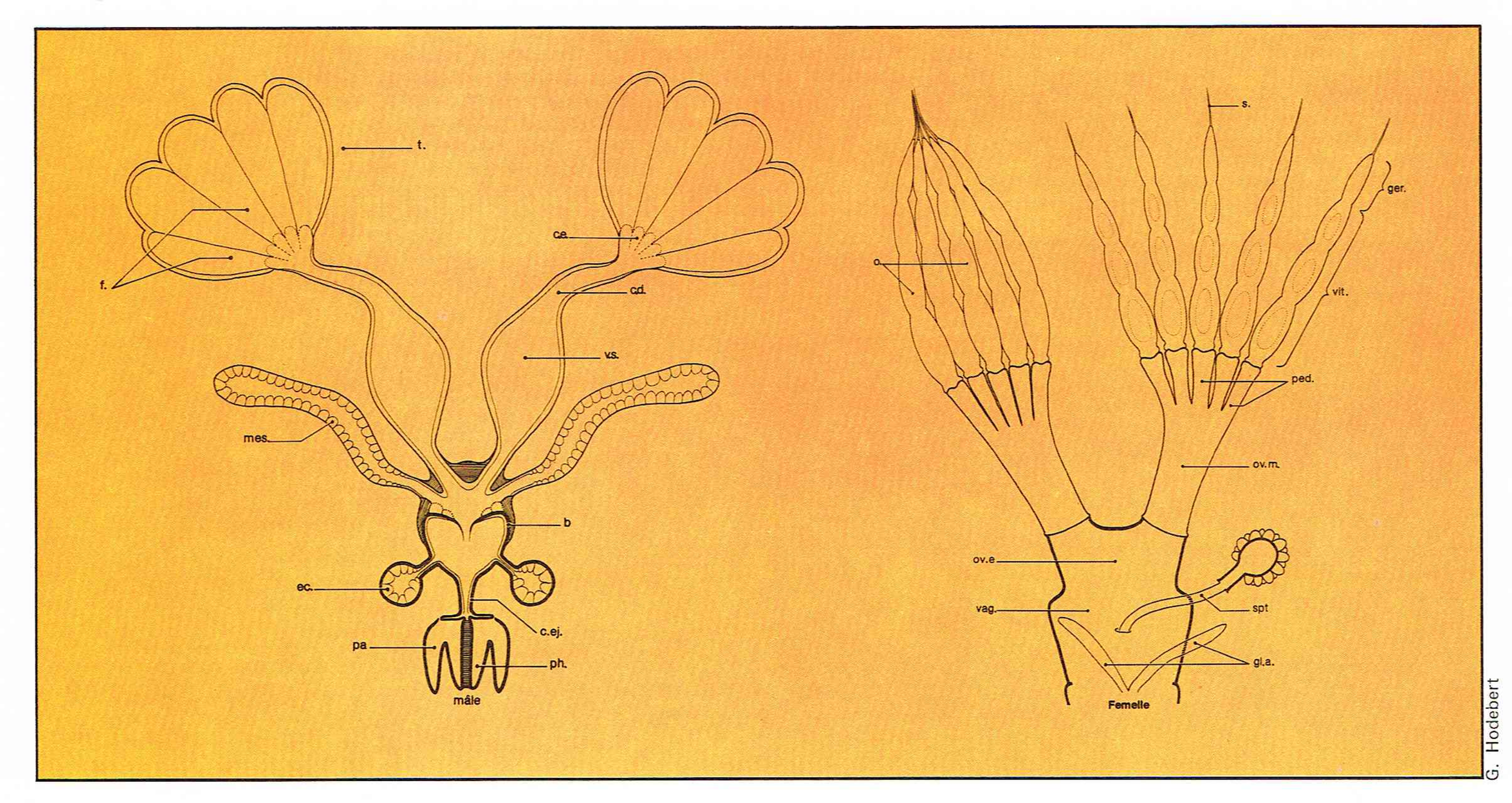
Chez le sexe femelle, une première invagination tubulaire entre les sternites VII et VIII donne l'*oviducte médian ;* peu avant la mue imaginale, celui-ci se raccorde aux gonoductes, et les met directement en communication avec l'extérieur chez quelques Insectes primitifs (Éphéméroptères et Dermaptères), où l'orifice génital femelle est donc situé dans la membrane intersegmentaire VII-VIII. Mais bien plus souvent, après une régression précoce de sa partie postérieure, l'oviducte médian ne débouche plus au-dehors, mais dans une seconde invagination, laquelle, née entre les sternites VIII et IX, constitue le *vagin* avec ses annexes, la *spermathèque* toujours dorsale et, souvent, une *bourse copulatrice*. L'orifice génital se trouve alors dans la membrane intersegmentaire VIII-IX. Chez certains Insectes supérieurs, dont les Coléoptères, cet orifice est reporté à l'intersegment suivant (IX-X) par la répétition du même mécanisme au cours du développement : il y a dégénérescence de la partie postérieure du vagin, qui débouche dans une troisième invagination ; cette dernière est à l'origine de la *chambre génitale* et porte dorsalement des glandes annexes. Chez la plupart des Lépidoptères, où se forme ainsi un orifice de ponte en arrière du sternite IX, le vagin ne subit cependant aucune régression et conserve un orifice externe qui sert à la copulation.

Des pièces génitales externes, ou *genitalia* femelles, n'existent guère que chez les Insectes pourvus d'un véritable ovipositeur (Orthoptères, Hémiptères, Hyménoptères, etc.). Variable dans sa forme et ses dimensions relatives suivant le mode de ponte, l'ovipositeur est néanmoins toujours constitué par les appendices modi-



A. Margiocco

▼ Appareils reproducteurs mâle et femelle des Insectes. En trait épais, contour des voies ectodermiques ; les ovarioles des ovaires, normalement groupés, à gauche, ont été séparés, à droite, pour montrer leur structure : b, bulbe éjaculateur ; c.d et c.e, canaux déférent et efférent ; c.ej, canal éjaculateur ; ec, ectadénies ; f, follicules testiculaires ; ger, germarium ; gl.a, glandes annexes ; mes, mésadénies ; o, ovaires ; ov.e et ov.m, oviductes ectodermique et mésodermique ; pa, paramère ; ped, pédicelles ; ph, phallus ; s, filaments suspenseurs ; spt, spermathèque ; t, testicule ; vag, vagin ; vit, vitellarium ; v.s, vésicule séminale.



G. Hodebert

fiés des urites VIII et IX. Il comprend fondamentalement deux paires de *gonapophyses,* qui sont en général de longues lames coaptées et souvent dentées en scie, portées par des plaques basales, ou *gonocoxites,* articulées sur la paroi du corps. Une troisième paire de lames, les *styloïdes,* s'y trouvent adjointes dans bien des cas ; elles ressemblent aux gonapophyses, mais sont de simples processus des gonocoxites IX.

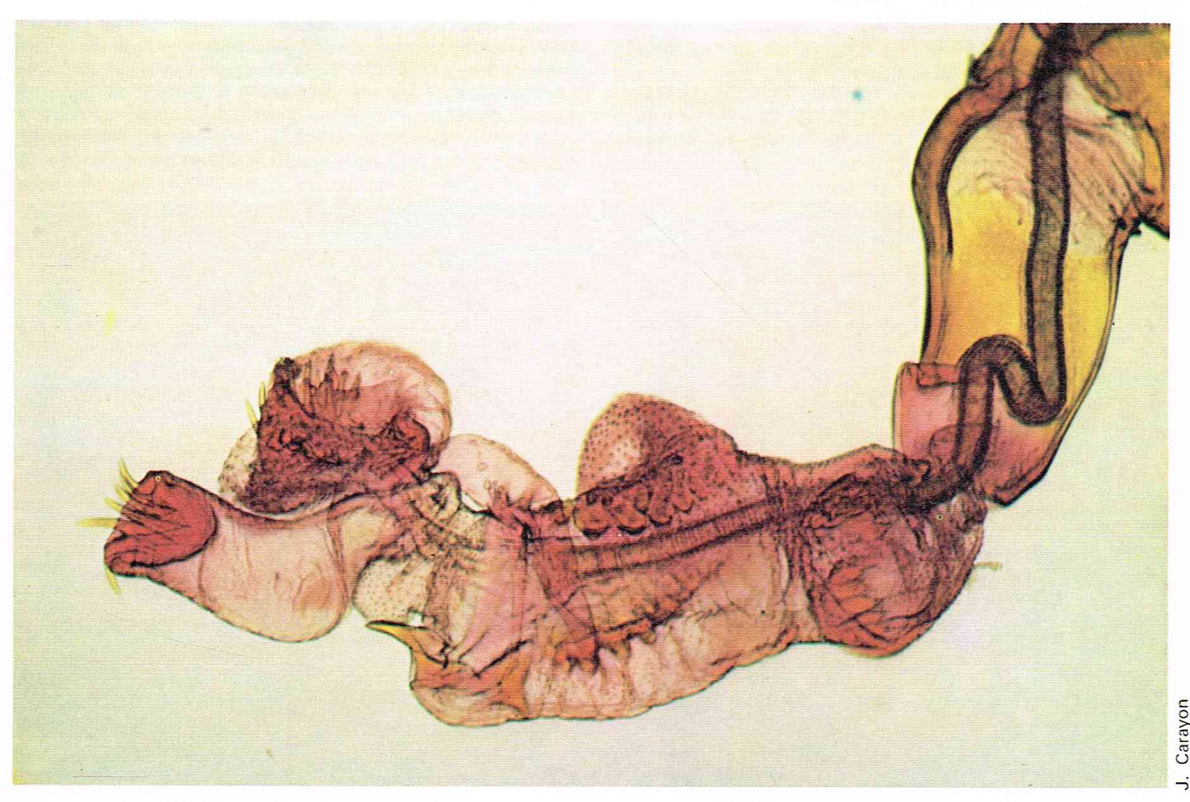
Nombre de Coléoptères, de Lépidoptères et de Diptères ont un appareil de ponte différent, formé par les urites postérieurs, allongés, étroits et télescopés au repos dans le reste de l'abdomen.

Chez les mâles, les éléments ectodermiques de l'appareil génital se forment toujours, à de rares exceptions près, dans le territoire des sternites IX et X, où une invagination, d'ordinaire impaire et médiane, donne naissance au *canal éjaculateur*. Celui-ci se raccorde en avant aux gonoductes mésodermiques, et constitue, chez certains Insectes, un *bulbe éjaculateur* renflé, où débouchent des glandes annexes ectodermiques, les *ectadénies ;* en arrière, il aboutit au *phallus* et s'y prolonge par le *canal séminal,* qui conduit à l'orifice génital. Organe copulateur très différent selon les espèces et, dans bien des cas, fort complexe, le phallus dérive en majeure partie d'une paire de lobes représentant sans doute les appendices embryonnaires de l'urite X. Chacun de ces lobes se subdivise en un lobe médian et un lobe latéral. L'accolement ultérieur des deux lobes médians, creusés d'une gouttière sur leur face interne, constitue un tube, ébauche du phallus proprement dit. Quant aux lobes latéraux, ils deviennent des pièces articulées, mobiles, en général crochues, les *paramères,* qui faciliteront, lors de l'accouplement, la fixation et l'intromission du phallus dans les voies femelles. Le phallus et les paramères représentent les *genitalia* mâles ; leur examen est souvent indispensable pour parvenir à une discrimination précise des espèces.

◀ *Page ci-contre, en haut, représentation schématique des voies génitales et de leurs annexes, chez les femelles d'Insectes. Suivant les groupes, on observe la formation d'une à trois invaginations tégumentaires ; la première (en bleu) suivie d'une seconde (en orange) puis d'une troisième (en vert). Au cours de ce développement, par répétition du même mécanisme, les annexes se mettent en place successivement. ov.e, oviducte ectodermique ; vag, vagin ; spt, spermathèque ; bc, bourse copulatrice ; cg, chambre génitale ; gl.a, glandes annexes ; VII, VIII, IX, X, sternites d'origine ; 01, 02, 03, orifices génitaux successifs. Page ci-contre, au milieu, abdomen de femelle de* Decticus verrucivorus *doté d'un ovipositeur long, en forme de sabre, adapté à la ponte des œufs dans le sol.*

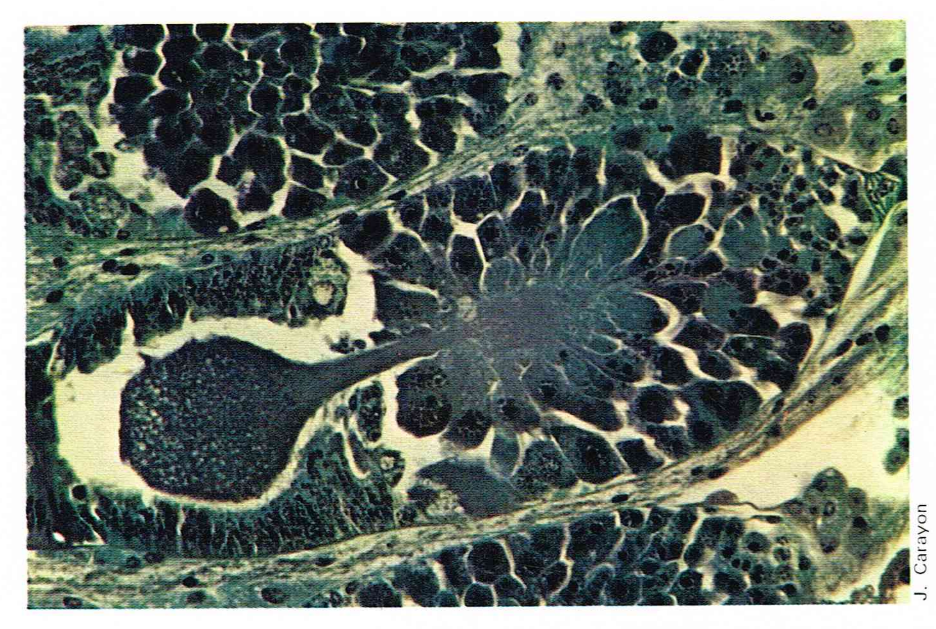
	Mâle	Femelle
Gonades	— deux testicules composés de lobes, ou follicules testiculaires.	— deux ovaires composés d'ovarioles attachés à la paroi du corps par des filaments terminaux.
Voies mésodermiques	— canaux efférents (autant que de lobes) ; — deux canaux déférents localement renflés en vésicules séminales.	— pédicelles (autant que d'ovarioles) ; — deux oviductes en totalité ou en majeure partie latéraux.
Glandes génitales mésodermiques	— mésadénies (en général une paire).	— épithélium sécréteur des pédicelles et des oviductes latéraux, constituant parfois des glandes individualisées.
Voies et annexes ectodermiques	— canal éjaculateur, dans bien des cas renflé à l'avant en bulbe éjaculateur ; — canal séminal prolongeant le précédent dans le phallus.	— oviducte commun ; — vagin pouvant être localement dilaté en bourse copulatrice et portant la spermathèque ; — chambre génitale.
Principales glandes génitales ectodermiques	— ectadénies (généralement paires).	— glandes annexes ou collétériques ; — glande de la spermathèque.
Genitalia	— phallus et paramères.	— ovipositeur.

◀ *Tableau comparatif du développement des appareils génitaux mâle et femelle de l'Insecte adulte. Bien que placés en regard, plusieurs éléments, notamment les voies et annexes ectodermiques, ne sont pas homologues.*



J. Carayon

◀ *Le phallus des Insectes, ici celui de l'Hémiptère* Aptus mirmicoides, *a une conformation très variable et souvent compliquée ; il porte dans bien des cas des épines crochues assurant sa fixation dans les voies génitales femelles.*


J. Carayon

▲ *Coupe longitudinale dans la région antérieure d'un ovariole* acrotrophique *de la punaise des lits* (Cimex lectularius) *; on y voit un jeune ovocyte en relation avec les trophocytes groupés dans le germarium.*

Les testicules produisent d'ordinaire en grande abondance les spermatozoïdes nés de la multiplication et de la transformation progressive des cellules sexuelles primordiales. Chez beaucoup d'Insectes, les différentes phases de cette transformation, ou spermatogenèse, se succèdent régulièrement d'avant en arrière dans chacun des lobes testiculaires, dont le nombre varie, suivant les espèces, de un à plus de cent. On peut alors distinguer dans ces lobes quatre zones.

Dans la *zone apicale,* ou de multiplication, les cellules germinales sont accumulées contre une volumineuse « cellule apicale » ou contre un tissu apical, qui joue peut-être un rôle trophique. Elles se divisent et certaines, quittant vers l'arrière l'ensemble des autres, s'entourent d'une mince enveloppe de cellules dites « cystiques » et deviennent des spermatogonies. Chacune de celles-ci, après de nouvelles divisions, donne un nombre déterminé de spermatogonies filles, qui, enfermées dans l'enveloppe commune, forment un *cyste* et évolueront toutes en même temps.

Dans la *zone de croissance,* les spermatogonies grandissent et deviennent des spermatocytes.

Dans la *zone de maturation,* s'opère la méiose, qui réduit de moitié le nombre des chromosomes des spermatocytes et transforme ceux-ci en spermatides.

La *zone de transformation* est appelée ainsi en raison des profonds changements de forme et de structure qu'y subissent les spermatides avant de devenir des spermatozoïdes.

Chez presque tous les Insectes, les spermatozoïdes possèdent une queue fine, très longue et une tête à peine plus large, également filiforme. Leur taille, souvent bien supérieure à celle d'un spermatozoïde humain, peut atteindre près de 6 mm, chez certaines mouches du vinaigre par exemple. Il n'est pas rare que leur production, commencée durant la vie larvaire, s'achève dès le début de la vie imaginale. Ils s'accumulent dans les vésicules séminales, et, lors de l'accouplement, une partie d'entre eux, empruntant les voies génitales postérieures, s'y mélange aux sécrétions des glandes annexes et forme le sperme qui est expulsé au-dehors par la contraction des fibres musculaires entourant le canal éjaculateur.

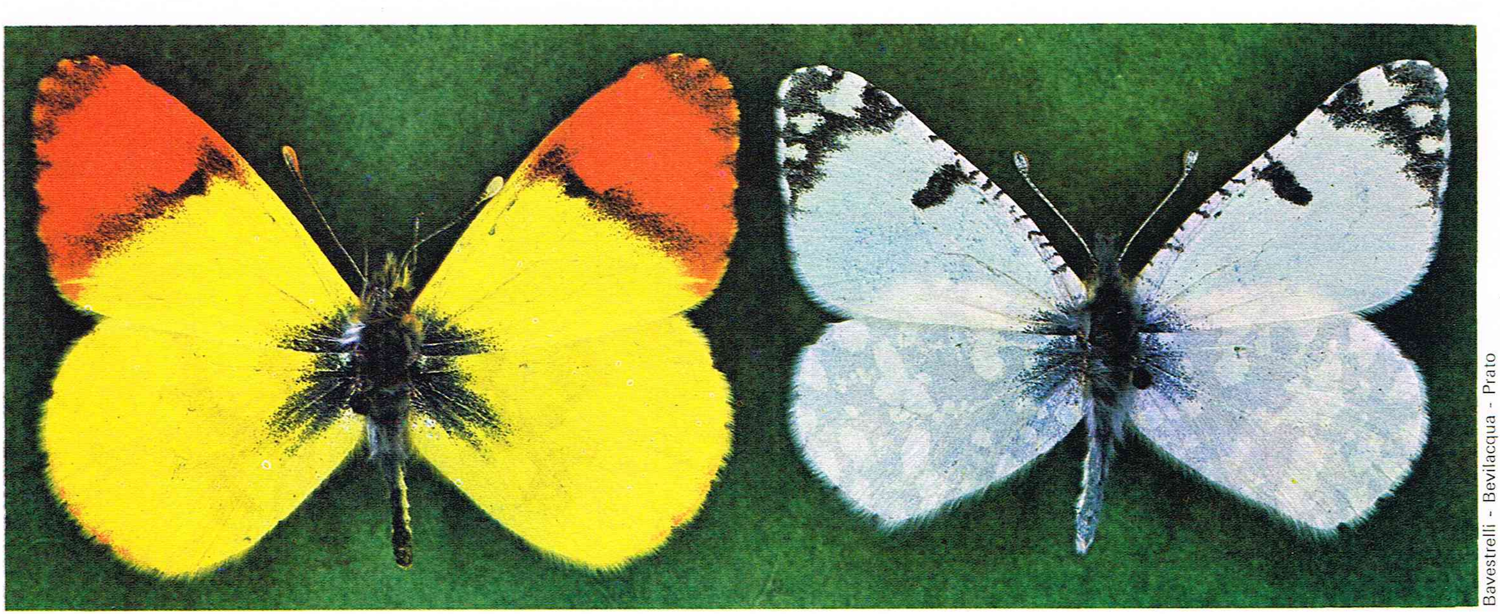
Les diverses sécrétions des glandes annexes mâles sont toujours riches en mucoprotéines, et leurs fonctions sont variées. Bien souvent, elles assurent la protection des spermatozoïdes émis, en les englobant dans une masse, que l'on nomme *spermatophore* quand elle a une consistance solide et une forme définie. Tous les Orthoptéroïdes, tous les Lépidoptères et beaucoup d'autres Insectes produisent des spermatophores qui sont parfois très complexes. Il s'agit, dans certains cas, chez les grillons par exemple, de véritables petits appareils autonomes, dont certains éléments, gonflant au contact des sécrétions génitales femelles, expulsent à l'intérieur du vagin les spermatozoïdes contenus dans des sacs pourvus de conduits. Des substances élaborées par les glandes annexes mâles interviennent aussi dans l'activation des spermatozoïdes et peuvent contribuer à modifier la physiologie des femelles après l'accouplement.

Suivant les Insectes considérés, chaque ovaire comporte de un à plusieurs centaines d'ovarioles semblables, où l'on distingue habituellement une région antérieure de dimensions assez constantes, le *germarium,* et une région postérieure, le *vitellarium,* très variable en fonction de l'état physiologique de la femelle. La zone apicale du germarium ne contient que des cellules sexuelles, en général à l'état d'*ovogonies* qui se multiplient activement.

Dans les ovaires *panoïstiques* que possèdent beaucoup d'Insectes inférieurs, comme les Thysanoures, les Odonates, les Orthoptères et d'autres encore, les ovogonies produisent, par division, uniquement d'autres ovogonies. A la base du germarium, toutes deviennent de jeunes ovocytes et se mêlent à des cellules mésodermiques dites *folliculaires,* encore disposées sans ordre. Le vitellarium se compose essentiellement d'une file d'ovocytes en croissance, que les cellules folliculaires entourent maintenant d'une assise régulière, en les séparant les uns des autres par de petites masses de tissu *interfolliculaire*. Ce tissu, présent aussi en arrière du dernier ovocyte de la file, y constitue l'extrémité postérieure de l'ovariole proprement dit, lequel est une formation compacte et non pas un tube ouvert, comme on l'indique généralement. Les cellules folliculaires assurent le transfert des substances trophiques, permettant ainsi aux ovocytes d'accumuler



▼ *Chez de nombreux Lépidoptères, le dimorphisme sexuel se manifeste, outre la différence de taille, par des variations importantes de coloration, comme le montre cette illustration du mâle (à gauche) et de la femelle (à droite) d'*Anthocaris euphenoides.


Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

d'importantes réserves vitellines; une fois cette vitellogenèse achevée, elles sécrètent l'enveloppe dure de l'œuf, le *chorion*.

Dans les ovaires *méroïstiques,* les dernières divisions des ovogonies donnent naissance d'une part à des ovogonies filles, d'autre part à des *trophocytes,* cellules qui subissent des divisions supplémentaires en se modifiant plus ou moins et qui nourriront leurs sœurs devenues des ovocytes. Tantôt les trophocytes, accolés en nombre fixe à chaque ovocyte, passent avec lui dans le vitellarium; c'est le type *polytrophique,* rencontré chez beaucoup d'Insectes Holométaboles. Tantôt les trophocytes restent groupés près de l'apex du germarium et sont reliés par des *cordons trophiques* aux ovocytes en vitellogenèse dans le vitellarium; c'est le type *acrotrophique,* propre aux Hémiptéroïdes et à nombre de Coléoptères. Souvent, la nutrition des ovocytes est complétée grâce aux cellules folliculaires qui sont disposées comme dans les ovaires panoïstiques, et qui sécrètent ensuite le chorion.

Quand la choriogenèse est terminée, l'ovocyte possède la taille et la conformation d'un œuf mûr, dont on lui donne en général le nom; cependant la première division de maturation ne se produit d'ordinaire qu'à son début et s'achèvera seulement après la fécondation. Traversant par effraction le tissu fermant l'ovariole, puis le fond en cul-de-sac du pédicelle correspondant, cet « œuf mûr » quitte son enveloppe folliculaire et entre dans les voies génitales. C'est l'*ovulation,* qui a plus de points communs avec l'ovulation des Vertébrés qu'on ne le pensait naguère. Après le passage de l'œuf, les tissus lésés, où apparaît un pigment, cicatrisent vite en subissant des modifications; les restes de l'enveloppe folliculaire s'y incorporent et s'y résorbent, de telle sorte que l'ensemble constitue une masse, ou *corps jaune,* présentant une structure complexe en perpétuel remaniement.

Dans les pédicelles et les oviductes latéraux, où ils peuvent séjourner parfois longtemps, les œufs sont enduits par des sécrétions plus ou moins abondantes. C'est au moment de la ponte qu'ils traversent l'oviducte médian puis le vagin, où s'opère en général la rencontre avec les spermatozoïdes sortis de la spermathèque. Les glandes annexées aux voies ectodermiques femelles assument des fonctions variées, comme la production de substances qui fixent les œufs à des supports ou les enrobent dans une gangue protectrice, la destruction des spermatozoïdes excédentaires et, chez certains Insectes vivipares, l'alimentation des larves.

Caractères sexuels secondaires

Chez la plupart des Insectes, les deux sexes n'ont pas seulement des appareils reproducteurs différents; ils se distinguent aussi par de nombreux *caractères sexuels secondaires*. Les plus manifestes de ces caractères sont morphologiques et constituent le *dimorphisme sexuel* proprement dit. Ils portent sur la taille, l'aspect général, la pigmentation, la forme et les dimensions relatives des ailes, des appendices et des organes sensoriels, la présence d'appareils glandulaires, stridulants ou lumineux, propres à l'un des sexes, etc. Ce dimorphisme est souvent tellement accusé qu'il provoque des erreurs; ainsi, on pense parfois que le mâle et la femelle d'une même espèce sont des membres d'espèces ou même de genres distincts tant qu'on ne les a pas vus accouplés. Dans plusieurs groupes d'Insectes, les différences morphologiques entre les sexes atteignent un degré extrême; alors que les mâles conservent l'aspect habituel des représentants adultes de leur ordre, les femelles, dépourvues d'ailes, souvent vermiformes, ressemblent à des larves, comme c'est le cas chez les Strepsiptères, les Lépidoptères Psychidés, les Coléoptères Lampyridés; il arrive même, chez beaucoup de cochenilles, qu'elles ne présentent extérieurement plus aucun trait qui rappelle un Insecte.

Sans connaître encore la signification précise de tous les caractères morphologiques distinguant les mâles des femelles, on sait que la grande majorité d'entre eux est en relation plus ou moins directe avec la reproduction et particulièrement avec la vie sexuelle : appels, reconnaissance des sexes, incitation à l'accouplement, contention des femelles, etc. Il en est de même pour les nombreuses différences sexuelles autres que morphologiques, notamment celles qui concernent le comportement, la nutrition, le métabolisme et la composition chimique, comme par exemple, l'existence de protéines propres à l'un des sexes. En règle générale, les mâles ont une motilité plus grande et une vie plus brève que les femelles. Chez celles-ci, la nutrition, qui conditionne la fécondité, est plus importante; aussi l'alimentation diffère-t-elle quantitativement et parfois qualitativement de celle des mâles, comme le montre, entre autres, le cas bien connu des moustiques, chez lesquels seules les femelles se nourrissent de sang.



J. Carayon

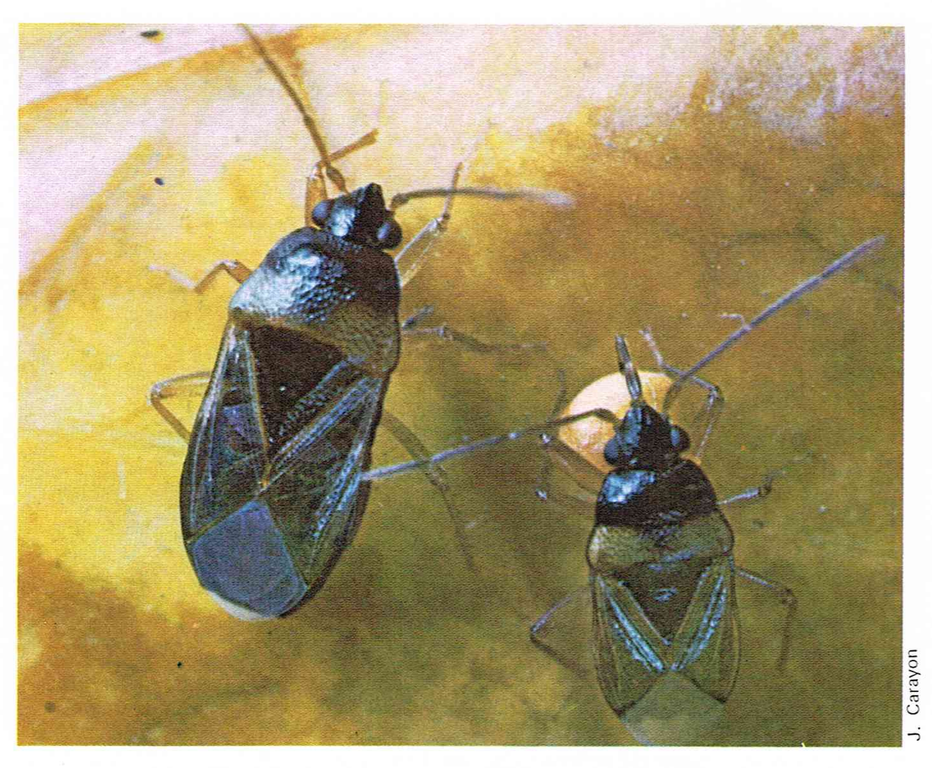
▲ ***Accouplement de « cerfs volants »*** **(Lucanus cervus)*;*** ***le dimorphisme sexuel tient ici à l'énorme développement des mandibules chez le mâle.***

Les caractères sexuels secondaires des Insectes peuvent, chez certains Hyménoptères, Diptères et Homoptères, être modifiés ou inversés par le parasitisme, mais, à la différence des Vertébrés et de nombre d'autres Animaux, ils semblent en général indépendants de toute influence hormonale. Le ver luisant, *Lampyris noctiluca,* dont la femelle larviforme diffère beaucoup du mâle, constitue une remarquable exception; le tissu apical des testicules y produit en effet une hormone « androgène »; si on l'implante dans des larves femelles, il les transforme en mâles.

Accouplement. Insémination. Fécondation

L'accouplement aboutit au dépôt par le mâle de sperme dans l'organisme de la femelle. Constituant sans doute une adaptation à la vie terrestre, l'accouplement n'avait pas lieu chez les ancêtres aquatiques des Insectes et n'existe toujours pas chez les Aptérygotes actuels; ces derniers sont des Animaux terrestres qui, du point de vue évolutif, se trouvent encore à une étape intermédiaire de la conquête du milieu aérien. Tous les Aptérygotes réalisent l'insémination par *transfert indirect de spermatophores,* souvent sans la moindre attraction ou interaction entre individus de sexes opposés. Chez les Ptérygotes au contraire, dans le cas le plus fréquent de la reproduction sexuée, il y a toujours accouplement après un rapprochement où le mâle joue d'ordinaire le rôle le plus actif.

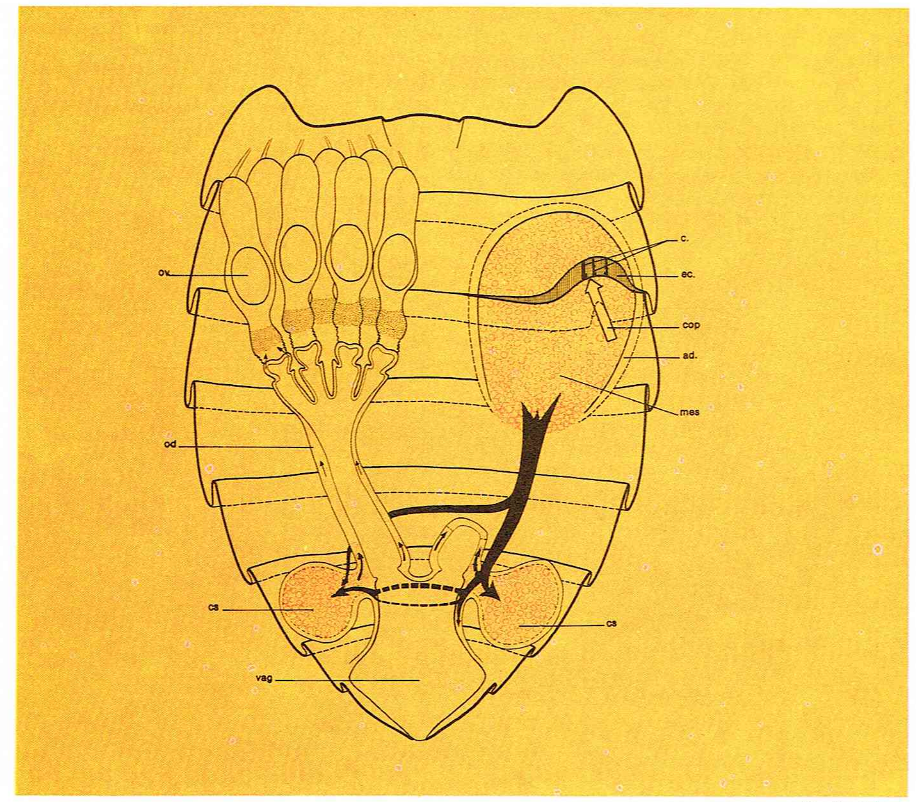
Alors que de nombreux facteurs externes et internes conditionnent l'activité sexuelle des Insectes, celle-ci ne dépend guère de l'état des gonades, surtout chez les femelles, auxquelles il arrive d'être inséminées longtemps avant que leurs ovaires fonctionnent. Les mâles deviennent en général aptes à l'accouplement peu après la mue imaginale, dès que leurs glandes annexes sont complètement développées. Ils peuvent alors, sous la seule influence d'une motivation interne, se mettre en quête de femelles. Mais dans la plupart des cas, leur recherche est déclenchée puis guidée par des stimuli olfactifs, visuels ou auditifs émanant des femelles. Chez un grand nombre d'Insectes, chez beaucoup de Lépidoptères, mais aussi chez des Diptères, des Hyménoptères, des Coléoptères, des Hémiptères, des Orthoptères et des Dictyoptères, les femelles produisent des substances odorantes, les *phéromones sexuelles* qui attirent les mâles de leur propre espèce. Comme Fabre fut un des premiers à le montrer par ses observations sur le grand paon de nuit, cette attraction peut s'exercer à des distances de l'ordre du kilomètre et exceptionnellement d'une dizaine de km,



J. Carayon

▲ *« Offrande nuptiale » chez l'Hémiptère* Stilbocoris natalensis *;*
le mâle présente à la femelle une graine de figue, très alléchante pour elle,
qu'il a « préparée » en y injectant sa salive.

▼ *Schéma de l'appareil génital, du système paragénital,*
et de la migration des spermatozoïdes dans l'abdomen femelle
chez un Hémiptère Cimicidé à insémination traumatique :
l'oviducte droit a été coupé et enlevé avec l'ovaire correspondant
pour laisser voir le spermalège : c, cicatrice ; ec, ectospermalège ;
cop, organe copulateur (figuré par la flèche blanche) ;
ad, cellules adipeuses modifiées entourant une masse de cellules sanguines
(en rouge) ; mes, mésospermalège ; cs, conceptacles séminaux
dans lesquels viennent s'accumuler les spermatozoïdes
après avoir suivi le chemin figuré par les flèches noires ;
vag, vagin en dehors duquel le sperme est déposé chez ces Insectes ;
od, oviductes ; ov, ovaires dans lesquels les spermatozoïdes parviennent
et où ils fécondent les ovocytes.



G. Hodebert

car les substances en cause agissent à des doses infinitésimales sur les récepteurs antennaires des mâles. On a aujourd'hui analysé chimiquement et même fait la synthèse de nombreux attractifs sexuels tels que le bombykol et le gyplure en raison de l'intérêt qu'ils peuvent présenter pour la lutte contre les Insectes nuisibles.

Les stimuli visuels n'agissent qu'à une distance bien moindre. Ils sont créés, par exemple chez beaucoup de papillons diurnes, par les couleurs et les mouvements des ailes des femelles. Les émissions lumineuses nocturnes à l'aide desquelles les femelles de Lampyridés et d'autres Coléoptères attirent les mâles, diffèrent d'une espèce à l'autre par leurs longueurs d'onde et par leur rythme.

Nombre d'Insectes, surtout des mâles, produisent des signaux sonores variés, qui servent, entre autres fonctions, à appeler un partenaire sexuel.

Les stimuli attractifs, quand ils existent et sont réellement spécifiques, permettent en général aux mâles de reconnaître les femelles de leur propre espèce. Mais, souvent, cette reconnaissance n'a lieu, grâce à d'autres stimuli, tactiles notamment, qu'une fois les partenaires en contact ou presque. Elle peut être très imparfaite, ce qui explique la grande fréquence des tentatives d'accouplement homosexuel, qui vont parfois chez la punaise des lits et chez les Hémiptères apparentés jusqu'à l'insémination d'un mâle par un autre.

Même chez les Insectes où les mâles ont un comportement sexuel agressif et brutal, l'accouplement ne s'effectue d'ordinaire que si la femelle est « réceptive ». Cette réceptivité dépend, entre autres facteurs, de son état physiologique et surtout d'une précédente insémination. Elle peut être en effet inhibée temporairement ou définitivement par la présence du sperme déjà déposé dans les voies génitales. Chez d'assez nombreuses espèces, surtout des Diptères, les femelles ne s'accouplent qu'une fois au cours de leur vie. Aussi, dans certaines régions, a-t-on pu faire disparaître des mouches nuisibles en lâchant des mâles stérilisés par des radiations ionisantes, mais encore capables de copuler.

Même lorsque les femelles sont réceptives, chez de nombreux Insectes, les mâles doivent encore les inciter à accepter l'accouplement. Les moyens dont ils disposent pour ce faire sont constants dans une espèce donnée, mais d'une extrême diversité.

L'étude des différents ordres d'Insectes fournit à ce propos de nombreux exemples, dont il suffit d'indiquer ici les principaux.

Des phéromones « aphrodisiaques » sont sécrétées par des glandes propres aux mâles et agissent en effluves chez certains Hémiptères et Coléoptères. Chez de nombreux papillons, des écailles spéciales et odorantes, les *androconies,* se fixent sur les antennes des femelles.

Lors des comportements de cour et des parades nuptiales, les mâles peuvent exhiber une ornementation particulière, stimulant surtout visuellement leur partenaire ; il faut y rattacher les « chœurs de danses », dont l'effet est sans doute plus complexe, exécuté par de nombreux mâles d'une même espèce, auxquels viennent se mêler quelques femelles.

Des stimulations gustatives ou alimentaires sont produites par des substances ou des objets alléchants que le mâle offre le plus souvent à la femelle, qui s'en nourrit avant et pendant l'accouplement. Ces *offrandes nuptiales,* dont les rites peuvent être complexes, portent sur la sécrétion de glandes spéciales chez certaines blattes et chez des grillons, sur des goutelettes de salive chez les panorpes, sur des graines chez des Hémiptères du genre *Stilbocoris* ou sur des proies préalablement capturées et parfois enveloppées de soie, chez les Diptères Empididés notamment.

Il faut signaler également des stimulations tactiles très variées, qui résultent, par exemple, de frôlements d'antennes ou de palpes.

En ce qui concerne l'accouplement même, les conditions dans lesquelles il s'effectue, la posture des partenaires, sa durée et son mécanisme varient beaucoup suivant les Insectes considérés. Le plus souvent, au moins au début, le mâle chevauche la femelle qu'il agrippe avec ses pattes antérieures, puis il prend la position habituelle à son espèce, soit sur le dos de sa partenaire, soit, moins fréquemment, contre son ventre ou à côté d'elle ; ou bien encore, le mâle et la femelle se trouvent opposés par les extrémités des abdomens. Comme ces postures dépendent

de la position des orifices génitaux et des appareils copulateurs, elles sont fort étranges chez certains Insectes, tels que les libellules.

Durant l'accouplement, dont la durée, assez constante chez une espèce donnée, varie d'une dizaine de secondes à plusieurs jours, le mâle introduit d'ordinaire son pénis évaginé dans les voies génitales femelles, puis y injecte le sperme ou le spermatophore. C'est la première phase de l'*insémination,* ensemble des processus relatifs au sperme et se déroulant à l'intérieur du corps de la femelle jusqu'à l'union des gamètes, ou *fécondation* proprement dite. Les spermatozoïdes, bientôt libérés du spermatophore, dont l'enveloppe vide est détruite sur place ou expulsée, se trouvent peu après accumulés dans la spermathèque. Ils peuvent y rester vivants et mobiles fort longtemps, parfois des années dans le cas de la reine d'abeille. Lors de la ponte, quelques-uns d'entre eux, quittant la spermathèque, parviennent dans le vagin au moment du passage d'un œuf, où ils pénètrent par les micropyles pour assurer la fécondation. Au cours de ces déplacements dirigés, les spermatozoïdes émigrent vers des substances qui les attirent ou sont propulsés par la contraction des fibres musculaires entourant certaines des voies et des annexes génitales.

Chez la punaise des lits et chez d'autres Hémiptères Cimicoidea qui sont ses parents plus ou moins proches, les mâles possèdent une pièce copulatrice acérée, en forme d'aiguille hypodermique. Pendant l'accouplement, ils n'introduisent pas cette pièce dans le vagin, mais s'en servent pour perforer le tégument abdominal de la femelle, puis ils injectent une grande quantité de sperme dans le corps de celle-ci, toujours en dehors des conduits et organes génitaux proprement dits. Aussi les spermatozoïdes doivent-ils suivre, par voie sanguine surtout, un trajet étrange et compliqué avant d'atteindre les ovocytes. Chez la plupart des Hémiptères présentant de telles *inséminations extragénitales traumatiques,* des formations sans équivalent chez les Insectes à insémination normale se sont différenciées au cours des temps dans l'organisme femelle. Les unes, nommées *spermalèges,* s'observent au niveau de la paroi abdominale. Très variables suivant les espèces considérées quant à leur position et leur degré de complexité, elles comprennent une partie tégumentaire, souvent en forme de poche ou de tube, et une masse sous-jacente, surtout constituée de cellules sanguines plus ou moins modifiées. Les mâles enfoncent leur phallus dans la première et injectent le sperme dans la seconde, qui, un peu plus tard, laisse en général les spermatozoïdes émigrer dans le sang. Ceux-ci arrivent enfin à d'autres formations spéciales, elles aussi en partie sanguines, les *conceptacles séminaux,* qui sont des poches saillant à l'extérieur des voies génitales; ils s'y accumulent puis les quittent peu à peu pour aller féconder les ovocytes, en cheminant dans la paroi des oviductes et des pédicelles. Spermalèges et conceptacles séminaux sont les principaux éléments du *système paragénital,* propre aux Insectes à insémination traumatique.

Chez les Strepsiptères, on observe des phénomènes analogues, mais bien plus simples et uniformes, associés à un système paragénital rudimentaire.

Quand il y a insémination extragénitale, ainsi que dans un certain nombre d'autres cas, les spermatozoïdes pénètrent en général dans les ovocytes, alors que ces derniers sont encore à l'intérieur des ovarioles et dépourvus de chorion. Aussi le développement embryonnaire commence-t-il précocement et se poursuit-il jusqu'à un stade plus ou moins avancé avant la ponte.

Bien plus souvent, la fécondation n'a lieu que dans les voies génitales, après le dépôt du chorion, et les spermatozoïdes doivent emprunter les micropyles pour entrer, d'ordinaire à plusieurs, dans chaque ovocyte, qu'un seul d'entre eux fécondera effectivement.

Production des œufs, ponte

C'est en général après la ponte seulement que les œufs d'Insectes peuvent être bien observés. Ils présentent une extraordinaire diversité de taille, de forme, de couleur et d'ornementation.

Presque tous les œufs d'Insectes appartiennent au type *centrolécithe.* Leur vitellus, fort abondant, occupe tout le centre et ne laisse libre qu'une mince couche de cytoplasme périphérique, entouré par la très fine *membrane vitelline.* Le *chorion,* sécrété par les cellules folliculaires, constitue une seconde enveloppe, d'ordinaire beaucoup plus épaisse et beaucoup plus dure; sa surface peut être lisse ou alvéolée, ou encore sculptée de telle manière que l'œuf a exactement l'aspect de certaines graines; les œufs de phasmes ressemblent ainsi à des graines d'Ombellifères. Dans bien des cas, on peut observer au pôle antérieur un opercule que la larve soulèvera comme un couvercle au moment de l'éclosion. Le chorion diffère beaucoup de la cuticule par sa structure et sa composition, mais présente aussi deux couches principales. La première, l'*exochorion,* contient surtout une lipoprotéine, la *chorionine,* comparable à la « cuticuline » de l'épicuticule; la seconde, l'*endochorion,* se subdivise en strates de compositions distinctes, riches en protéines « tannées » associées à des polyphénols.

Sur une partie ou sur la totalité de son épaisseur, le chorion présente, chez beaucoup d'Insectes, une structure alvéolée, parfois très complexe, qui peut notamment permettre à l'air de circuler, et même parfois de former une réserve en cas d'immersion provisoire de l'œuf. Mais la respiration de l'embryon est surtout rendue possible par la présence fréquente de fins canaux traversant le chorion, les *aéropyles,* localisés d'ordinaire au pôle antérieur. Dans la même région de l'œuf, un à plusieurs autres canaux, les *micropyles,* servent à la pénétration des spermatozoïdes lors de la fécondation.

Une femelle pond, au cours de sa vie, de un à plusieurs dizaines de millions d'œufs suivant les espèces considérées. Il y a une certaine indépendance entre la taille d'un Insecte et celle de ses œufs; ceux-ci sont souvent d'autant plus petits qu'ils sont produits en grande quantité.

Le nombre total d'œufs qu'une femelle pond au cours de sa vie diffère considérablement suivant les Insectes étudiés. Au sein d'une même espèce, il dépend aussi de nombreux facteurs externes et internes dont seuls les principaux peuvent être mentionnés.

L'*alimentation,* tant par sa qualité (teneur en glucides, lipides, protides, en stéroïdes, en vitamines, en sels minéraux, etc.) que par sa quantité, influence toujours beaucoup et de diverses manières la production des œufs. Les besoins alimentaires des Insectes au cours de cette période, très variés dans l'ensemble, sont, pour chaque espèce, ceux que satisfait le régime alimentaire habituel mais ils sont parfois accrus et modifiés; ainsi chez les moustiques, l'hématophagie est propre aux femelles.

L'*accouplement* augmente en général très notablement la production des œufs et leur ponte, déjà stimulées chez les femelles de certains Insectes par la seule présence des mâles. Dans un assez grand nombre d'espèces, les femelles vierges ne pondent pas.

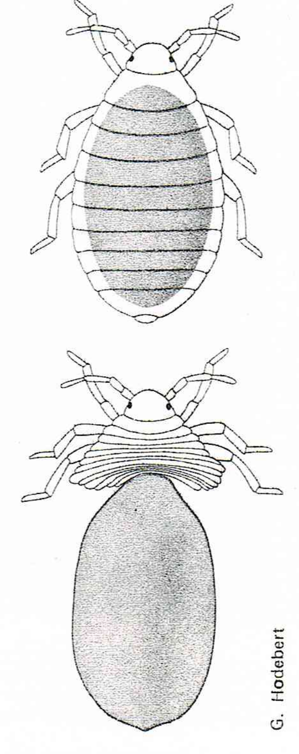
Les *facteurs écologiques,* principalement la température, la photopériode et le degré hygrométrique, ont aussi une grande importance. Tant que ces facteurs demeurent en dessous d'un certain « seuil », variable selon les espèces, ils empêchent la maturation ovarienne et induisent la diapause, ou la quiescence génitale. Lorsque leurs valeurs augmentent, ils accroissent de plus en plus la production des œufs jusqu'à un maximum correspondant à un niveau optimal, puis ils la diminuent.

La *densité de population* a des effets complexes et divers; lorsqu'elle est élevée, elle abaisse le plus souvent la fécondité, qui diminue aussi avec l'âge des femelles.

Ces facteurs présentent entre eux des corrélations multiples. Leur effet sur la vitellogenèse et la production des œufs, quelquefois direct, s'exerce dans la plupart des cas par l'intermédiaire du système nerveux central et des formations endocrines.

Les conditions et les modalités de la ponte, également appelée *oviposition,* sont, chez les Insectes, presque aussi diverses que les espèces. En règle générale, les femelles déposent leurs œufs de telle sorte que les larves qui en sortiront aient le maximum de chances de survivre et de se développer. Leur comportement, souvent modifié dès que l'appareil génital renferme des œufs mûrs, est donc ordinairement adapté à la recherche et au choix d'un milieu propice non seulement à la ponte puis à la conservation des œufs, mais aussi à l'alimentation des larves. Les femelles sont guidées dans cette recherche par des stimuli très variés, chimiques, mécaniques, optiques, qui agissent seuls ou ensemble et auxquels elles montrent une sensibilité parfois extraordinaire.

Ainsi, presque chaque espèce de moustique a ses propres exigences quant à la nature et à la teneur en



▲ ***Représentation schématique d'une femelle aptère de puceron lanigère*** **(Eriosoma lanigerum)** ***pondant un unique et relativement énorme « œuf d'hiver ».***



I. Bucciarelli



A. Margiocco

▲ *A gauche, femelle de Coléoptère* Melasoma populi *en train de pondre; à droite, œufs de* Pieris sp.*, vus à un très fort grossissement.*

substances dissoutes des eaux où se développent ses larves. Or, les femelles ne peuvent déposer leurs œufs que là où elles ont « reconnu » les teneurs nécessaires, grâce à des terminaisons sensorielles, dont certaines, situées sur les tarses, permettent par exemple à *Culex pipiens* de percevoir des différences de concentration en sel (NaCl) de l'ordre du gramme par litre.

Chez nombre d'Insectes phytophages inféodés à un petit groupe de plantes, les femelles pondent exclusivement sur ces plantes, en manifestant de plus une préférence pour l'espèce végétale dont elles-mêmes se sont nourries pendant leur vie larvaire.

Souvent, on ignore encore quelles perceptions extrêmement subtiles permettent à certains Insectes de découvrir l'endroit précis où doivent être déposés leurs œufs. Tel est le cas pour les *Rhyssa* et autres Hyménoptères Ichneumonidés, parasites de larves qui creusent dans les troncs d'arbres de profondes galeries sans communication avec l'extérieur. A travers une épaisseur de bois de plusieurs centimètres, les femelles de ces Ichneumonidés discernent l'emplacement exact d'une larve, puis fixent sur celle-ci un œuf, après avoir enfoncé leur longue tarière dans le tronc.

C'est le système nerveux central, où s'intègrent les perceptions des stimuli externes et les informations internes provenant de l'organisme de la femelle, qui contrôle la ponte. Il la bloque, même si les voies génitales contiennent de nombreux œufs mûrs, tant que les conditions nécessaires ne sont pas réunies. Chez certains Insectes, il peut aussi, par l'intermédiaire d'hormones, adapter la production des œufs à la quantité de matériaux trophiques disponibles pour le développement des larves.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▶ *Exemple de galle provoquée par les Insectes qui ont déposé leurs œufs sur les feuilles d'une plante soigneusement choisie.*

Un assez grand nombre d'Insectes pondent sans assurer une protection particulière à leurs œufs. Ceux-ci, suivant les espèces, sont déposés isolément ou en groupes qui peuvent avoir une configuration caractéristique comme les « nacelles » des moustiques Culicinés qui flottent à la surface des eaux. Fréquemment, une substance adhésive colle les œufs au substrat; elle est abondante autour des œufs de poux, qu'elle attache solidement aux poils de l'hôte; chez les Chrysopes (Névroptères) elle forme le long pédicule dressé qui maintient en l'air chacun des œufs.

Cependant, le plus souvent, les œufs sont dissimulés ou abrités et cela de manières si diverses que seuls quelques cas peuvent être mentionnés ici. Le camouflage, fréquemment assuré à l'aide de particules terreuses, d'excréments, de poils ou de matières diverses, s'opère fort curieusement chez une mouche du genre *Villa;* la femelle possède au niveau de l'orifice génital une poche spéciale qu'elle remplit de sable fin avant de pondre; les œufs arrivent ensuite dans cette poche et s'y enduisent de sable, puis, en volant, la femelle les projette dans des anfractuosités du sol, où il est impossible de les discerner.

De très nombreux Insectes abritent leurs œufs dans le sol, soit en utilisant des cavités préexistantes, soit en creusant eux-mêmes un trou où les œufs sont déposés tantôt isolément, tantôt en groupes, souvent, dans ce dernier cas, sous forme d'*oothèque;* c'est ainsi qu'on nomme une masse d'œufs enveloppés dans une couche généralement épaisse de sécrétion émise et disposée par la femelle lors de la ponte, puis qui durcit à l'air. Très variées d'aspect, mais fréquemment caractéristiques de l'espèce qui les a produites, les oothèques, enfoncées en terre chez les Acridiens, fixées à des supports variés chez les mantes et chez certaines punaises, restent engagées en partie dans les voies génitales de la mère chez beaucoup de blattes.

Bien des Insectes, principalement des phytophages, protègent leurs œufs, à la fois contre la dessiccation et contre les prédateurs ou les parasites, en les insérant jusqu'au pôle antérieur dans l'épaisseur de tissus végétaux vivants. Chez certaines des espèces dont les larves parasitent d'autres Animaux, les femelles procèdent à peu près de la même façon en pondant directement dans le corps de l'hôte ou dans ses œufs. Mais parmi les Insectes « parasites », il existe beaucoup d'autres modes de ponte qui, souvent en corrélation étroite avec les comportements larvaires, assurent de manières très diverses l'infestation des hôtes.

Si la plupart des Insectes ne font, au mieux, que déposer leurs œufs à l'abri et dans des milieux favorables aux larves, d'autres s'occupent plus longtemps et plus activement de leur descendance, à laquelle ils dispensent des soins parentaux. Ceux-ci, quelquefois assumés par les deux parents, sont en général uniquement maternels. Ces soins, assez stéréotypés dans une espèce donnée,

J. Carayon

▲ ***Femelle d'une mante tropicale,*** **Tenodera superstitiosa,** ***fabriquant son oothèque.***

mais très variés dans l'ensemble, montrent, quand on les étudie comparativement, une tendance à se perfectionner et à se prolonger jusqu'à la fin du développement de la génération suivante. Seuls les principaux types de soins parentaux sont décrits ci-dessous.

Les femelles de Dermaptères et d'Embioptères assurent aux œufs une protection active et des soins. On peut y rattacher le cas particulier de certains bélostomes, Hémiptères aquatiques chez lesquels le mâle porte sur son dos jusqu'à leur éclosion les œufs qu'y a fixés la femelle; il les protège et, par ses mouvements, assure le renouvellement de l'eau autour d'eux.

Des provisions alimentaires pour le développement des larves sont faites le plus souvent avant la ponte par divers Coléoptères comme les nécrophores et les Scarabéidés coprophages ainsi que beaucoup d'Hyménoptères, tels les pompiles, les Sphégiens, les guêpes et les abeilles solitaires. Les modalités extrêmement variées de ce type d'opération permettent de retracer l'évolution des comportements, et montrent la tendance à l'édification de terriers ou de nids de plus en plus élaborés.

Chez les « Insectes sociaux », comme les termites, les fourmis et les abeilles, les larves sont alimentées au jour le jour jusqu'à leur complet développement. Les soins parentaux atteignent là leur plus haut degré d'évolution, et constituent la fonction essentielle de ces sociétés; ils ne sont d'ailleurs pas seulement alimentaires mais multiples et dispensés aussi aux œufs.

Modes particuliers de reproduction

Le type de reproduction précédemment étudié est de beaucoup le plus répandu chez les Insectes. Ce type présente trois caractères principaux : l'*amphigonie*, c'est-à-dire la fécondation obligatoire des œufs par des spermatozoïdes, le *gonochorisme*, qui exprime le fait que spermatozoïdes et œufs proviennent d'individus différents, les uns mâles, les autres femelles, et enfin, l'*oviparité*, ou ponte des œufs qui ne commencent à se développer qu'après avoir quitté l'organisme maternel. Les divers modes particuliers de reproduction diffèrent du type général quant à un ou plusieurs de ces trois points.

Hermaphrodisme. On ne connaît, parmi les Insectes, que trois cas où les gonades mâles et femelles coexistent normalement dans un même individu. Rudimentaire chez le Plécoptère *Perla marginata*, dont seules les larves mâles ont des ébauches d'ovaires le long des testicules, l'hermaphrodisme est, en revanche, fonctionnel chez les Diptères du genre *Termitoxenia* et chez les cochenilles du genre *Icerya*. Les premiers, après l'éclosion imaginale, produisent d'abord des spermatozoïdes, ont un comportement mâle, puis, leurs ovaires se développant, ils acquièrent l'aspect et la physiologie de femelles. Les gonades de la plupart des spécimens d'*Icerya* produisent simultanément des spermatozoïdes au centre et des ovocytes à la périphérie, de telle manière qu'il y a autofécondation. Il existe aussi, en faible proportion, des individus uniquement mâles qui peuvent s'accoupler avec les hermaphrodites.

L'*intersexualité* et le *gynandromorphisme* sont des anomalies qui ne vont jamais jusqu'à l'hermaphrodisme fonctionnel.

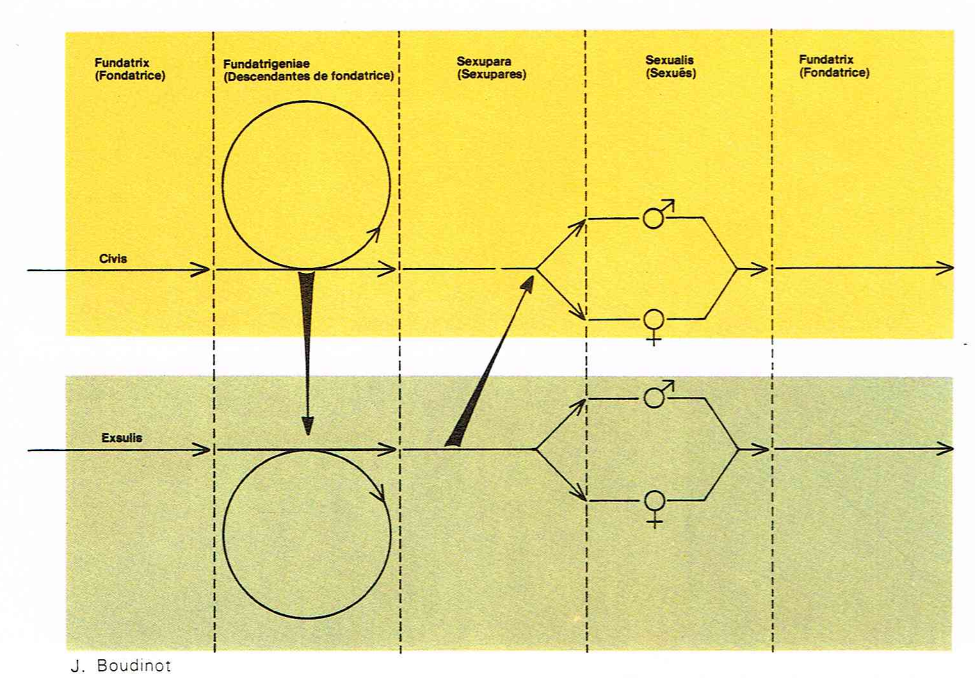
Viviparité. Dans son acception la plus large et aussi la plus simple, retenue ici, ce terme désigne un mode de reproduction où le développement embryonnaire commence au moins dans l'organisme maternel. Mais, chez les Insectes, comme chez d'autres Animaux, la viviparité et les catégories qu'on a voulu y établir restent impossibles à définir avec précision, faute de critères satisfaisants. Entre la ponte d'œufs en début de segmentation et la mise bas de larves à la fin de leur développement, on trouve pratiquement tous les intermédiaires. Suivant les espèces considérées, les embryons peuvent se développer à l'intérieur de la mère, à n'importe quel niveau de son appareil génital et même en dehors de celui-ci. Ils peuvent se nourrir uniquement des réserves vitellines des œufs (on parle alors d'*ovoviviparité*) ou utiliser, soit en complément, soit exclusivement, des substances nutritives directement fournies par l'organisme maternel de manières très diverses (il s'agit, dans ce cas, de la viviparité au sens strict).

Les cas généralement rapportés à l'ovoviviparité sont les plus nombreux. Ils s'observent chez l'éphémère *Chloeon dipterum* et chez certains représentants des Dictyoptères, des Dermaptères, des Psocoptères, des Thysanoptères, des Hémiptères, des Coléoptères, des Diptères et des Lépidoptères. Une simple rétention des œufs, souvent associée à leur fécondation précoce dans

▼ ***Mâle de Belostome*** **Hydrocyrius colombiae** ***portant les œufs que la femelle a pondus sur son dos.***

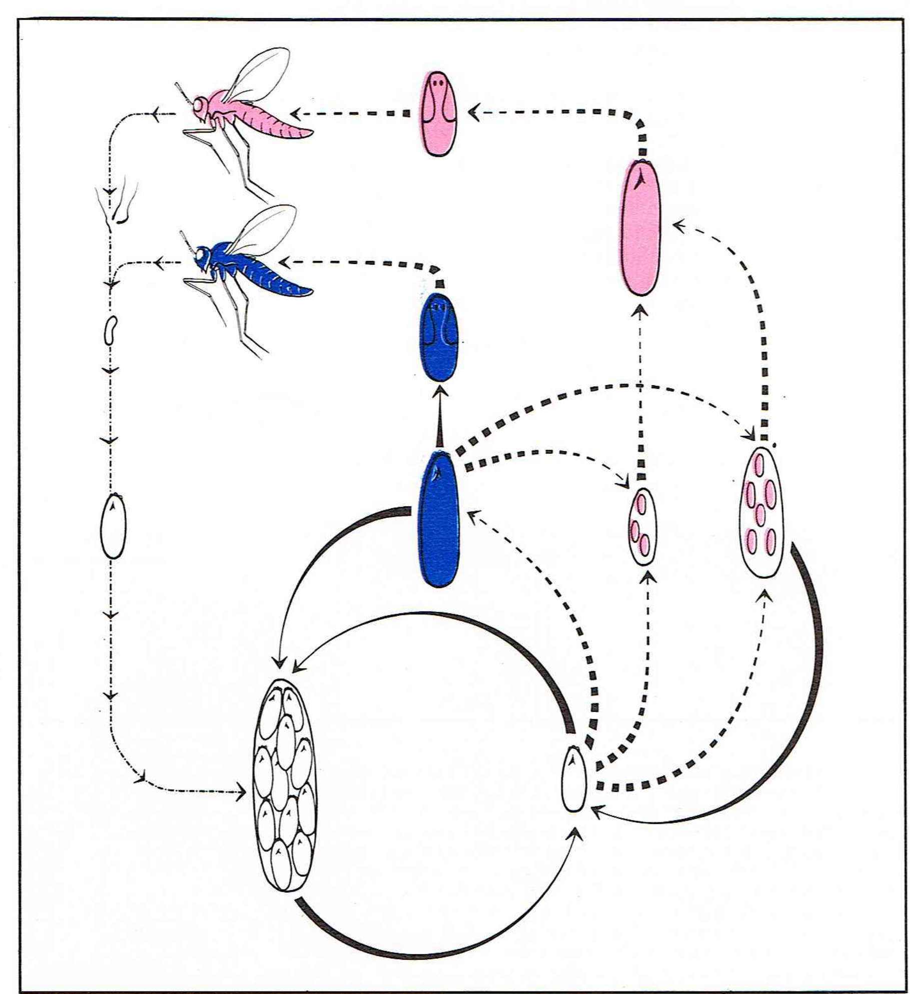


M. Boulard



J. Boudinot

▲ *Diagramme général de la succession des générations chez un puceron hétérogonique effectuant des migrations (flèches élargies à la base) entre sa plante, hôte primaire, et une plante hôte secondaire.*
▼ *Cycle hétérogonique d'un Diptère à larves paedogénétiques,* Heteropeza pygmaea *: en blanc, les larves « indifférenciées »; en rouge, larves, pupes et imagos mâles; en violet, larves, pupes et imagos femelles. Les flèches en trait plein représentent les éléments du cycle dans des conditions favorables, les flèches en pointillé indiquent ce qui se passe quand les conditions sont défavorables.*



G. Hodebert

les ovarioles ou dans les pédicelles, explique ce type de viviparité. Fortuit chez des Insectes normalement ovipares, il est constant chez d'autres, et parfois prolongé au point que les œufs éclosent quelques instants après la ponte. Le vagin de bien des mouches, considérablement dilaté, forme une poche incubatrice où les œufs demeurent jusqu'à la fin de leur développement.

Chez certains Insectes, notamment des *Chrysomela* (Coléoptères Chrysomélidés) et des *Stilbocoris* (Hémiptères Lygaeidés), le développement embryonnaire ne pourrait atteindre son terme avec les seules réserves vitellines des œufs; dans la mesure où ceux-ci restent dépourvus de chorion, on suppose qu'il s'achève grâce à un appoint trophique provenant directement de l'organisme maternel. Aussi peut-on voir là une transition entre l'ovoviviparité et la viviparité au sens strict. Le terme de viviparité s'applique à trois phénomènes en réalité assez différents.

La *viviparité hémocœlienne* est propre aux Strepsiptères, dont les femelles ont une organisation étrange, fortement modifiée par la vie parasitaire. Les œufs, dispersés dans la cavité abdominale, y sont fécondés puis y accomplissent tout leur développement grâce aux éléments nutritifs du sang où ils baignent.

La *viviparité pseudoplacentaire* du Dermaptère *Hemimerus talpoides* et de quelques pucerons est caractérisée par l'épithélium folliculaire, localement épaissi, qui jouerait le rôle d'un placenta vis-à-vis des embryons se développant dans les ovaires. Dans le cas des Hémiptères Polycténidés et d'une blatte vivipare, ce rôle, attribué à d'autres formations, est très douteux.

La *viviparité adénotrophique,* très particulière, se rencontre exclusivement chez certains Diptères presque tous hématophages et parasites, les Pupipares et les glossines. Un seul œuf à la fois arrive dans le vagin dilaté en « utérus », s'y développe à l'aide de ses propres réserves et y éclôt. C'est encore dans l'utérus que la larve, nourrie par la sécrétion des glandes annexes transformées en « glandes à lait », accomplit toute sa croissance jusqu'à la pupaison ou presque.

Parthénogenèse. La parthénogenèse, ou développement des œufs sans fécondation, dérive sans aucun doute de la reproduction sexuée. On peut la provoquer expérimentalement et elle apparaît de manière accidentelle chez de nombreux Insectes bisexués, où une proportion, en général faible, des œufs issus de femelles vierges commence tout au moins à se développer. Parmi les Psocoptères, différentes espèces montrent à peu près tous les intermédiaires entre une telle parthénogenèse accidentelle et la parthénogenèse constante. Dans ce dernier cas, les mâles sont absents ou très rares et les femelles donnent uniquement naissance à d'autres femelles. Il s'agit de la parthénogenèse *thélytoque,* qui existe chez certains représentants de la plupart des ordres d'Insectes, sauf les Dermaptères, les Isoptères, les Odonates, les Névroptères, les Mécoptères et les Aphaniptères. Les femelles ainsi produites conservent en général, malgré l'absence de fécondation, le nombre diploïde de chromosomes grâce à l'un ou l'autre de deux mécanismes régulateurs, l'*améiose,* ou *apomixie,* et l'*automixie.* Dans l'apomixie, la méiose est remplacée par une ou deux mitoses normales de sorte que l'œuf reste diploïde. Dans l'automixie, il y a réduction chromatique, mais l'ovocyte, haploïde, redevient diploïde par fusion de son noyau avec celui de l'une des autres cellules, ou globules polaires, nées de la méiose.

La parthénogenèse est dite *arrhénotoque* lorsque les œufs produisent toujours des mâles s'ils n'ont pas été fécondés et des femelles dans le cas contraire. Ce type de parthénogenèse, bien différent du précédent, est quasi général parmi les Hyménoptères, mais peu fréquent chez d'autres Insectes (quelques Homoptères et Thysanoptères). Il se traduit, le plus souvent, par un état nommé *haplo-diploïdie,* car les mâles ont n chromosomes et les femelles 2 n, à l'exception toutefois de certaines espèces de Thysanoptères notamment, où l'arrhénotoquie est liée à des mécanismes chromosomiques différents.

On appelle *parthénogenèse polyploïde,* ou encore *géographique,* la coexistence au sein d'une même espèce d'une race diploïde bisexuée et de races polyploïdes (3 n, 4 n, 5 n) parthénogénétiques, lesquelles diffèrent souvent de la première quant à leur répartition géographique, car elles supportent des conditions de vie plus

rudes. D'assez nombreux cas de parthénogenèse polyploïde ont été signalés dans divers ordres d'Insectes; les mieux étudiés concernent des Coléoptères Curculionides et des Lépidoptères Psychidés du genre *Solenobia*.

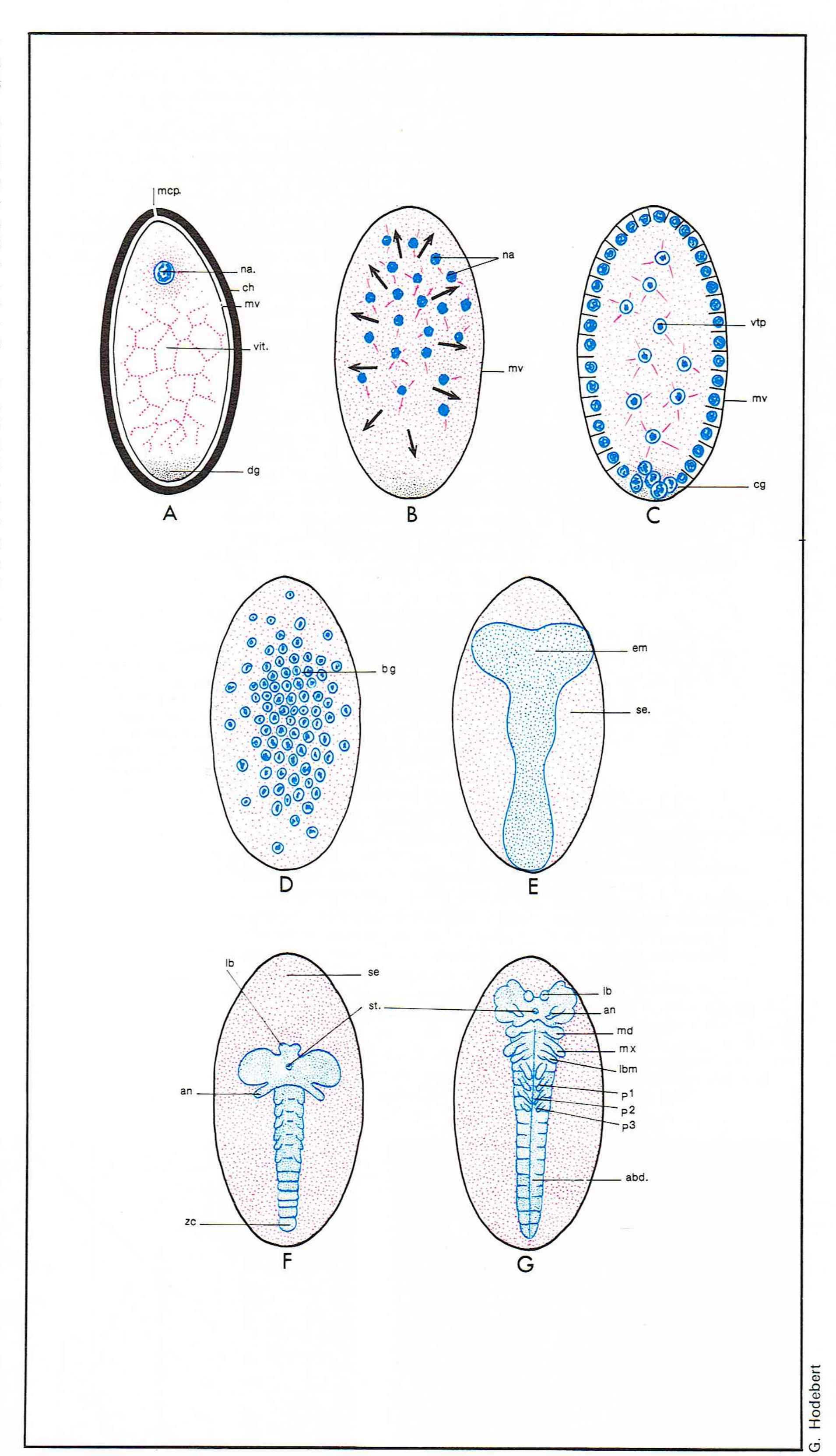
Hétérogonie. Ce type de reproduction que certains rattachent à la parthénogenèse (parthénogenèse cyclique) mérite d'être classé à part. Sa caractéristique principale est bien une alternance de générations parthénogénétiques et sexuées, mais celle-ci s'accompagne presque toujours de changements dans la forme et le comportement des individus, de migrations parfois complexes, d'alternances d'oviparité et de viviparité, et manifeste souvent une grande sensibilité à certains des facteurs du milieu. L'hétérogonie est connue chez de nombreux pucerons (Homoptères), chez les Cynipidés gallicoles (Hyménoptères) et, sous une forme particulière, dans quelques espèces de Cécidomyidés (Diptères).

Chez les Cynipidés, il y a une alternance régulière de générations, dont *Biorhiza aptera* fournit un exemple. Cette espèce commune se développe dans les galles qu'elle provoque sur le chêne. Les imagos de la génération estivale sortent de grosses galles de rameaux appelées « pommes de chêne ». Les uns, ailés, sont des mâles, les autres, pourvus d'ailes vestigiales, sont des femelles qui, après fécondation, vont pondre en terre sur les racines de chêne. Leurs larves s'y développent dans des galles bien différentes des premières et deviennent toutes des femelles aptères, qui ne ressemblent guère à celles de la génération estivale. En plein hiver, ces femelles, parthénogénétiques, montent le long du tronc pour aller pondre dans les très jeunes bourgeons, lesquels, transformés en « pommes de chêne », donnent naissance à une nouvelle génération estivale.

Chez les pucerons hétérogoniques, les phénomènes sont d'ordinaire plus compliqués. L'alternance des générations, irrégulière, dépend beaucoup des conditions extérieures; de nombreuses générations parthénogénétiques se succèdent pendant la belle saison et il y a souvent des migrations obligatoires et cycliques, entre une plante-hôte primaire et une plante-hôte secondaire. On peut distinguer plusieurs catégories, désignées par des noms latins, parmi les représentants des générations successives, suivant leur origine, leur conformation, leur comportement, leur mode de reproduction et les caractères de leur progéniture. Quand ces catégories d'individus se succèdent sur deux plantes-hôtes différentes, on ajoute à leurs dénominations latines le préfixe *civis*, pour désigner les formes habitant la plante-hôte primaire, et le préfixe *exilis*, pour désigner celles vivant sur une plante-hôte secondaire.

En premier lieu, vient la « fondatrice », ou *fundatrix*. Femelle issue d'un œuf fécondé, elle donne naissance parthénogénétiquement à des « descendantes de fondatrice », les *fundatrigeniae* dont une série de générations se succèdent en conditions favorables, mais qui, dans le cas contraire, produisent des « sexupares », ou *sexupara*. Ces dernières donnent naissance, toujours par parthénogenèse, à des sexués, ou *sexuales*, identiques d'aspect, mais séparables dans certains cas en « mères de mâles » *(andropara)* et mères de femelles *(gynopara)*. Fécondées, les femelles de sexués pondent les œufs d'où sortiront, en général après la mauvaise saison, les nouvelles fondatrices.

La *paedogenèse*, ou reproduction à l'état larvaire, constitue la particularité majeure de l'hétérogonie des Cécidomyidés, étudiée surtout chez les genres *Miastor* et *Heteropeza*. Les larves de ces Diptères vivent dans le bois pourri, sous l'écorce des arbres tombés. Une fois qu'elles ont atteint une certaine taille, des œufs, visibles par transparence à travers le tégument, y apparaissent et éclosent, donnant alors des larves filles qui s'échappent après avoir dévoré tout l'intérieur du corps de la larve mère. Si les conditions du milieu, en particulier l'humidité, la température et les aliments disponibles, restent favorables, les larves ainsi produites donnent à leur tour naissance de la même façon à d'autres larves et de nombreuses générations paedogénétiques peuvent ainsi se succéder. Si les conditions deviennent défavorables, les larves paedogénétiques engendrent, directement ou non, des larves sexuées qui, après pupaison, deviennent des imagos mâles et femelles. Celles-ci cherchent en volant un milieu propice, et y pondent un petit nombre de gros œufs, d'où sortiront de nouvelles larves paedogénétiques.



▲ *Représentation schématique, simplifiée, des grandes étapes du développement embryonnaire; A, structure de l'œuf; mcp, micropyle; na, noyau; ch, chorion; mv, membrane vitelline; vit, vitellus; dg, déterminant germinal; B, phase de division des noyaux qui migrent ensuite vers la périphérie : na, noyaux; mv, membrane vitelline; C, stade blastoderme; vtp, vitellophages; cg, cellules germinales; D, stade bandelette germinative : bg, bandelette germinative; E, début de la formation de l'embryon; em, embryon; se, séreuse; en B, C, D, E, le chorion n'est pas figuré; F et G, schéma du développement des appendices à deux stades successifs : abd, abdomen; an, antennes; lb, labre; lbm, labium; md mandibule; mx, maxilles; p1, p2, p3, pattes thoraciques; se, séreuse; st, stomodeum; zc, zone de croissance de l'embryon.*

Croissance et développement des Insectes

Tous les Insectes sont issus d'un œuf, fécondé ou non, libre (c'est-à-dire pondu) ou retenu dans le corps de la femelle.

Au cours du développement on peut distinguer deux grandes périodes : le développement embryonnaire, ou embryogenèse, c'est-à-dire la division de la cellule initiale de l'œuf en une multitude de cellules qui vont s'organiser en tissus formant un embryon, et le développement post-embryonnaire, c'est-à-dire la transformation de la larve née de l'embryon en un Insecte adulte, l'éclosion de l'œuf marquant le passage de l'embryon à la larve.

Développement embryonnaire

Selon qu'il s'agit d'Insectes primitifs ou évolués, le développement embryonnaire sera différent. Nous décrirons le cas le plus général, celui des Insectes évolués, en le simplifiant volontairement.

Dans la majorité des cas, l'œuf est fécondé. Après la fusion des gamètes, il se produit un certain nombre de divisions des noyaux qui se regroupent d'abord au centre de l'œuf, puis migrent à la périphérie, et forment la bandelette embryonnaire, ou *blastoderme,* composée d'une seule couche de cellules indifférenciées; les réserves de l'œuf (le vitellus, qui est l'équivalent du jaune d'œuf de poule) sont alors digérées par des cellules venant du blastoderme et que l'on nomme *vitellophages*. Dans une zone privilégiée, ou déterminant germinal, situé au pôle postérieur de l'œuf, on remarque quelques cellules isolées qui seront à l'origine des cellules sexuelles de l'Insecte. Il s'établit donc très rapidement une différence entre les cellules qui sont destinées à former le corps de l'Insecte et celles qui sont à l'origine des cellules reproductrices. Les cellules du blastoderme continuent de se diviser, et constituent la *bandelette germinative,* qui donnera, en se différenciant, l'embryon proprement dit et les aires extra-embryonnaires. Ces aires vont se développer, jusqu'à entourer complètement l'embryon et former deux enveloppes, la *séreuse* à l'extérieur, et l'*amnios* contre l'embryon; l'amnios peut manquer dans certains cas, par exemple chez les Hyménoptères parasites. Parfois même, les deux enveloppes font défaut; l'embryon entoure alors complètement le vitellus, et la membrane qu'il forme est appelée *amnioséreuse*.

Au cours du développement ultérieur de l'embryon, les cellules de la bandelette germinative se dédoublent soit par invagination, soit par recouvrement, et produisent des tissus ou feuillets au nombre de trois; les cellules les plus externes constituant le feuillet ectodermique, les plus internes, les feuillets mésodermiques et endodermiques. C'est à partir de ces trois feuillets que se différencieront de manière définie les organes de l'embryon. Ainsi, le feuillet ectodermique, ou ectoderme, formera l'épiderme qui sécrétera la cuticule, l'intestin antérieur et postérieur (par invagination de la bandelette germinative aux deux extrémités), l'appareil respiratoire (les trachées), le système nerveux et les organes sensitifs qui en dérivent, en particulier l'œil, et, enfin, une bonne partie du système glandulaire.

Quant au mésoderme, il donnera le vaisseau dorsal, ou « cœur », diverses glandes ou structures glandulaires (glandes céphaliques chez les Aptérygotes, une partie des *corpora allata* chez les Ptérygotes), les glandes sexuelles (sauf les cellules germinales proprement dites qui migreront plus tard), les muscles, le tissu adipeux, et, vraisemblablement, les cellules sanguines.

Enfin, l'endoderme produira l'intestin moyen et, peut-être, les tubes de Malpighi (les embryologistes ne sont pas tous d'accord sur ce point).

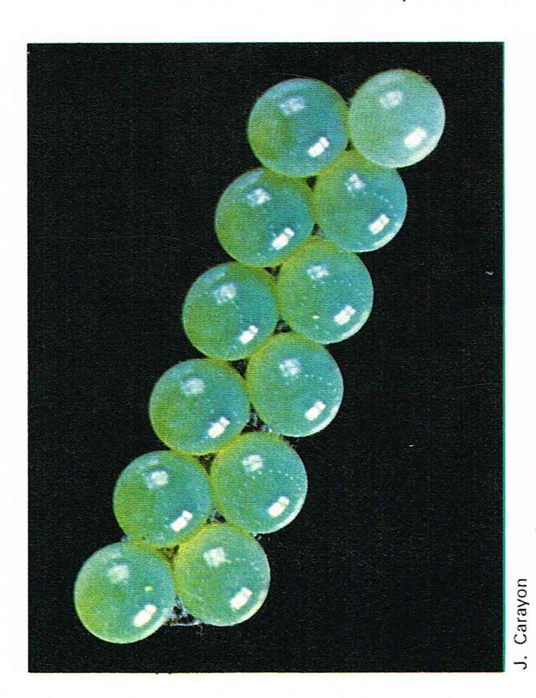
Ensuite, l'embryon se divise en blocs, ou *métamères,* qui sont les précurseurs des différents segments de l'Insecte. La tête s'individualise, ainsi que les ébauches d'appendices. L'embryon est alors sujet à divers mouvements qui se produisent toujours au même stade du développement pour une espèce donnée, et qui servent de points de repère aux embryologistes. On appelle ces mouvements les *blastokinèses (anatrepsis* et *catatrepsis).*

La durée du développement embryonnaire est très variable selon les groupes et les espèces. Pour *Lucilia* (Diptère) elle est de 20 à 24 heures, pour *Drosophila* (Diptère) de 22 heures, pour *Bruchus* (Coléoptère) de 4 à 9 jours, et enfin, pour *Xiphidium* (Orthoptère) de 5 mois. Des températures élevées, mais qui ne dépassent pas la limite des températures vitales, accélèrent le développement, tandis que des basses températures le ralentissent; le degré d'humidité exerce également une influence sur le rythme de développement.

L'éclosion de l'œuf

Lorsqu'il est complet, l'embryon sort des membranes de l'œuf. Pour cela, il dispose de plusieurs moyens. Beaucoup d'embryons possèdent sur différentes parties du corps des épines, des zones aiguës ou des plaques, qui les aident à déchirer les membranes ou à pousser un opercule. Chez les Ptérygotes inférieurs (blattes, mantes, Orthoptères), l'embryon possède une paire d'organes glandulaires, ou pleuropodes, sur le premier segment abdominal. On pense, sans en être absolument certain, que ces organes servent à digérer partiellement et de l'intérieur les enveloppes de l'œuf, pour les rendre plus fragiles et faciliter leur déchirure. D'une manière générale, l'embryon avale le liquide amniotique, de l'air ou de l'eau et, une fois gonflé, n'a plus qu'à faire quelques mouvements pour déchirer sa prison et sortir. Dans quelques cas, la mère qui donne des soins aux œufs dévore leurs enveloppes externes, ce qui facilite grandement la sortie des jeunes larves; c'est le cas des forficules.

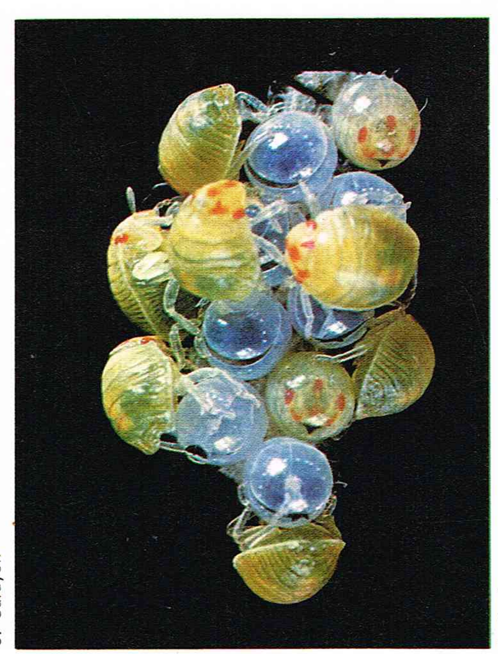
▼ *Œufs et éclosion chez la punaise des blés* **(Eurygaster integriceps)** *: à gauche, les œufs venant d'être pondus; au milieu, à l'approche de l'éclosion, on voit par transparence à travers le chorion les yeux de la larve et, en noir, la dent d'éclosion qui lui servira à découper la coque de l'œuf; à droite, les jeunes larves venant d'éclore se tiennent sur la coque translucide des œufs vides.*



J. Carayon



J. Carayon



J. Carayon

J. Carayon

▲ *Larve, nymphe et imago du Coléoptère* **Cucujus clavipes.**

Développement post-embryonnaire

A la sortie de l'œuf, la larve *néonate* ressemble ou non à l'adulte. La croissance de tous les Animaux s'effectue de manière cyclique, des périodes de croissance alternant avec des périodes de « repos », et les Insectes n'échappent pas à cette règle. A certains intervalles de temps, la larve change de « peau » car la cuticule n'est pas extensible, et pour grandir, l'Insecte doit en changer : ce phénomène s'appelle la *mue* ou *ecdysie;* les périodes pendant lesquelles les larves se déplacent et se nourrissent sont les *intermues*.

Les types de développements chez les Insectes. Avant de voir les moyens mis en œuvre dans les phénomènes de croissance, nous allons examiner les types de développements, c'est-à-dire les façons dont on passe d'une larve à un Insecte parfait appelé *imago*. On distingue deux types de développements : le type anamorphose et le type métamorphose.

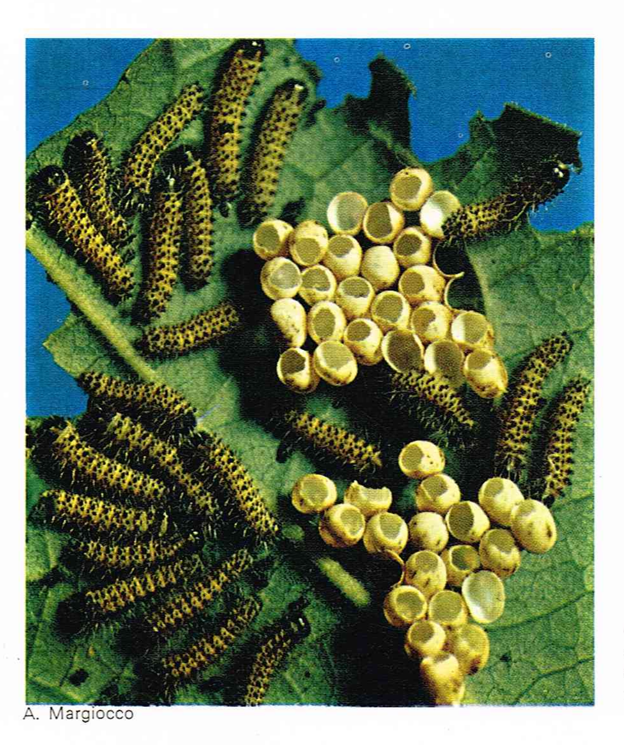
Type anamorphose : à l'éclosion de l'œuf, la larve ressemble à l'adulte, mais la segmentation est incomplète, le nombre définitif de segments n'étant pas encore atteint; à chaque mue, il va en apparaître un nouveau. Ce type unique ne se rencontre que chez les Insectes les plus primitifs, les Protoures. Ainsi, *Acerentomon microrhinus* naît avec neuf segments abdominaux, et, au fur et à mesure de sa croissance, il acquiert les trois segments supplémentaires que l'on trouve chez l'adulte.

Type métamorphose : il s'applique à tous les autres Insectes. A l'éclosion, la métamérisation est complète. Selon le type de développement, on distingue : les *hémimétaboles* et les *holométaboles*.

Les *hémimétaboles* ont un développement incomplet et simple. La larve présente le même aspect que l'adulte, mais en diffère par la taille, l'absence de pièces génitales externes, l'immaturité des gonades, certains détails de pigmentation et de structures cuticulaires, et, enfin, chez les Insectes ailés, par l'absence d'ailes. Mais la segmentation des appendices, les yeux composés, le système nerveux sont complets. Ce type de développement hémimétabole, au sens large, a lieu chez les Aptérygotes (excepté les Protoures), les Éphémères, les Odonates, les Plécoptères, les Dermaptères, les Grylloblattides, les Phasmides, les Orthoptères, les Dictyoptères, les Isoptères, les Embioptères, les Zoraptères, les Psocoptères, les Mallophages, les Anoploures et chez presque tous les Hémiptères. Les hémimétaboles comprennent trois sous-divisions.

L'*amétabolie* n'existe que chez les Aptérygotes (Collemboles, Thysanoures). La larve ne diffère de l'adulte que par la taille et l'absence de pièces génitales. Le nombre de mues est indéfini; elles se poursuivent même après la maturité.

Dans le cas de la *paurométabolie,* les larves ressemblent à l'adulte, sauf en ce qui concerne les caractères déjà cités dans la définition de l'hémimétabolie, elles vivent dans le même milieu et se nourrissent de la même façon, mais les mues cessent dès que le stade imago est atteint.



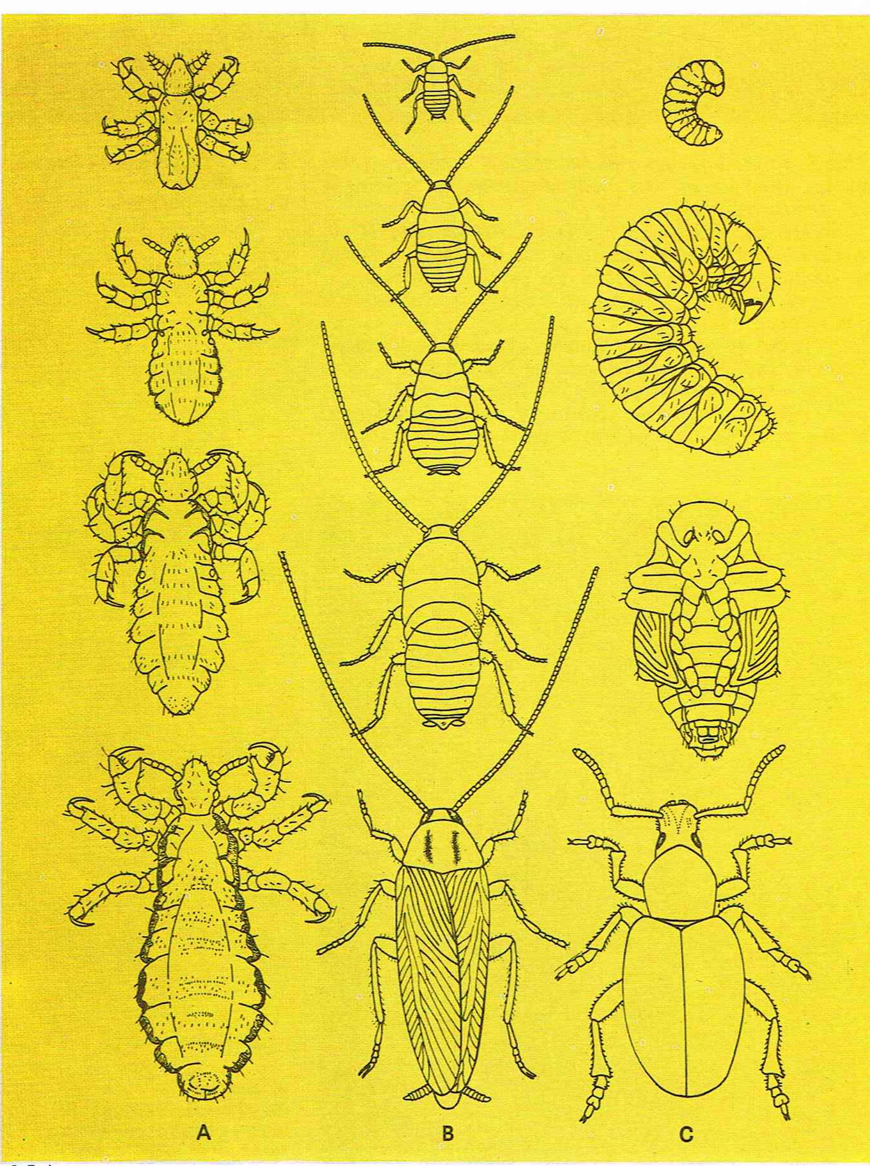
A. Margiocco

◀ ***Larves*** *de* **Philosamia cynthia** *auprès des restes des œufs dont elles sont sorties.*


Bavestrelli - Bevilacqua - Prato


A. Margiocco

▲ *A gauche, nymphe d'Anisoptère dans son milieu naturel, l'eau ; à droite, exemplaire de larves apodes de Diptère, sur un Champignon* Boletus edulis.
▼ *Représentation de divers types de développements : A -* Pediculus *(le pou de corps) ; B-* Blatella *(Dictyoptère) présentant un développement hémimétabole ; C-* Otiorrhynchus *(Coléoptère Curculionidé), type de développement holométabole.*



I.G.D.A.

La paurométabolie se rencontre chez les Dictyoptères, les Isoptères, les Zoraptères, les Grylloblattides, les Phasmides, les Orthoptères, les Embioptères, les Dermaptères, les Psocoptères, les Mallophages, les Anoploures, et chez les Hémiptères à l'exception de quelques familles.

Dans l'*hémimétabolie* au sens restreint, les larves sont aquatiques et respirent par des branchies. Elles sont assez dissemblables des imagos, qui sont aériens (Éphémères, Odonates, Plécoptères).

Chez les *holométaboles,* les larves ne ressemblent pas du tout à l'imago, bien que leur segmentation soit complète.

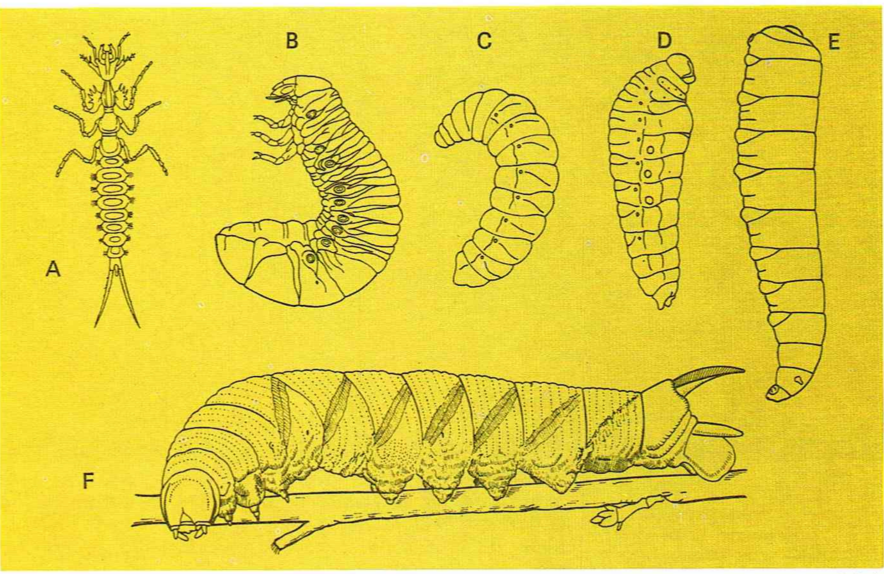
Les larves sont toujours aptères : elles ne présentent aucune trace externe d'ailes, si petites soient-elles ; elles n'ont pas d'yeux composés, seulement, dans certains cas, des stemmates en petit nombre ; le plus souvent, elles sont aveugles. Le nombre de pattes est généralement de six, mais il est quelquefois supérieur chez les larves de Lépidoptères et d'Hyménoptères inférieurs, qui possèdent des fausses pattes abdominales ; il est parfois inférieur (chez les larves apodes). Les Mécoptères, les Trichoptères, les Lépidoptères, les Hyménoptères, les Coléoptères, les Névroptères, les Diptères, les Siphonaptères (puces), les Strepsiptères, ainsi que quelques Hémiptères sont des holométaboles.

La distinction des différents types de larves des holométaboles est éclairée partiellement par certains aspects du développement embryonnaire des Insectes. Les embryons de tous les Insectes passent par trois stades morphologiques constants : les phases protopode, polypode et oligopode. Au cours de la phase *protopode,* l'embryon présente seulement des appendices de pièces céphaliques et thoraciques non segmentés, mais jamais d'appendices abdominaux (l'abdomen n'est d'ailleurs pas totalement métamérisé). La phase *polypode* est caractérisée par la segmentation partielle des appendices céphaliques et thoraciques et par la métamérisation complète de l'abdomen qui porte quelques rudiments d'appendices. Enfin, au cours de la phase *oligopode,* les appendices céphaliques et thoraciques sont totalement segmentés, tandis que les appendices abdominaux ont régressé ou se sont transformés en structures adultes. On suppose que les larves d'holométaboles éclosent au stade polypode, et les larves d'hémimétaboles au stade oligopode. En fait, ce n'est pas aussi simple qu'il y paraît, et les nombreuses théories ébauchées depuis un siècle n'ont pas totalement résolu le problème. Ces trois phases du développement embryonnaire sont utilisées pour classer les types de larves des holométaboles.

La larve *protopode* est un type inhabituel ; elle n'est guère plus qu'une bandelette germinative, avec quelques rudiments d'appendices dans la zone céphalique. Les larves protopodes seraient incapables de mener une vie libre, si elles n'étaient toutes parasites. Elles existent chez les Hyménoptères et les Diptères parasites, qui pondent dans l'œuf ou dans le corps de l'hôte, et se trouvent ainsi directement dans le milieu nutritif qui leur est nécessaire.



A. Margiocco



I.G.D.A.

▲ ***A gauche, larves aptères de* Celerio euphorbiae*;***
à droite,
types de larves d'Insectes :
A, campodéiforme ;
B, scarabéiforme (mélolonthoïde) ;
C, D, E, larves apodes ;
F, larve éruciforme de Lépidoptère.

En se développant, elles vont passer par des types larvaires de plus en plus évolués.

La larve *polypode* correspond à la phase la plus précoce au cours de laquelle la larve peut mener une vie libre. L'exemple type est fourni par la chenille de papillon (type éruciforme), à pièces buccales broyeuses. Les yeux composés, les antennes, les pattes thoraciques et les ailes sont encore à l'état embryonnaire (disques imaginaux). Les pattes abdominales, ou fausses pattes, existent déjà. On trouve ces larves chez les Mécoptères, les Trichoptères, les Lépidoptères et les Hyménoptères inférieurs (tenthrèdes).

La *larve oligopode* a des pattes thoraciques, mais pas de pattes abdominales car il y a régression des appendices abdominaux. On distingue deux types de larves oligopodes. La *larve campodéiforme,* qui a des pattes thoraciques bien développées et le corps assez fortement sclérifié, est généralement une larve prédatrice ; on la trouve chez les Névroptères, les Coléoptères, les Strepsiptères, les Thysanoptères et chez les Hémiptères holométaboles. La larve *scarabéiforme* a des pattes thoraciques courtes et faibles, et un abdomen gros et mou ; on la rencontre chez les Coléoptères.

La *larve apode* est dépourvue de pattes. L'asticot de la mouche en est l'exemple type. Extraordinairement bien adaptées à leur milieu, ces larves dérivent probablement du type oligopode par perte des pattes thoraciques. Les Hyménoptères supérieurs, les Diptères, à tous les stades ou presque, les Siphonaptères (puces) ainsi que quelques groupes de Coléoptères, de Strepsiptères et de Lépidoptères possèdent des larves de ce type.

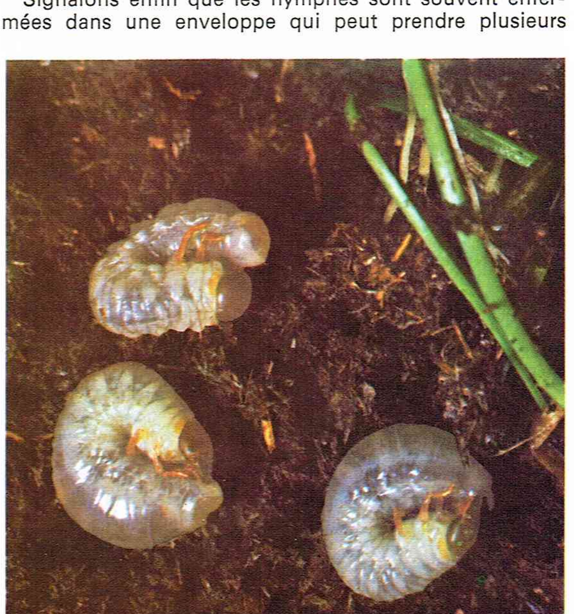
Chez les holométaboles, le passage entre la larve et l'imago s'effectue à travers un stade le plus souvent quiescent, appelé *nymphe* (stade *nymphal*). Durant cette phase immobile, l'Animal subit de très grandes transformations telles que l'apparition des yeux composés, des ailes chez les types ailés et des organes génitaux externes.

On distingue plusieurs types de nymphes. Les *nymphes dectiques* ont des mandibules fonctionnelles, utilisées pour découper les cocons ; les autres appendices sont très nettement dégagés du corps et mobiles dès que les muscles ont acquis une certaine importance. On trouve ces nymphes chez les Névroptères, les Mécoptères, les Trichoptères et quelques familles de Lépidoptères à mandibules. Les *nymphes adectiques,* pour leur part, n'ont pas de mandibules mobiles ; elles peuvent être subdivisées en deux groupes selon que les appendices sont collés ou non le long du corps. Si les appendices sont englués par une sécrétion cuticulaire, la nymphe est dite *adectique obtectée ;* au contraire, si les appendices sont libres le long du corps, il s'agit d'une nymphe *adectique exarate* (toutes les nymphes dectiques sont donc exarates). On trouve les nymphes adectiques exarates chez les Thysanoptères, les Hémiptères holométaboles, la plupart des Hyménoptères et des Coléoptères, les Strepsiptères et chez quelques Diptères supérieurs. Les nymphes adectiques obtectées se rencontrent chez les Lépidoptères, quelques Coléoptères, les Diptères Nématocères, et quelques Diptères supérieurs.

Signalons enfin que les nymphes sont souvent enfermées dans une enveloppe qui peut prendre plusieurs



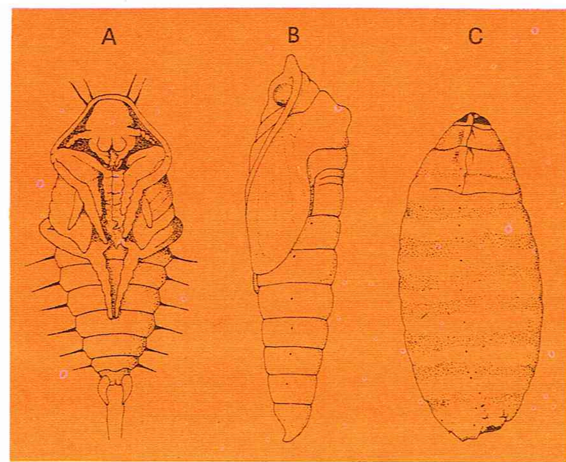
G.S. Giacomelli



I. Bucciarelli

◀ ***A gauche, une larve campodéiforme de chrysope, généralement prédatrice de pucerons ;***
à droite,
larves scarabéiformes de Coléoptère coprophage.

▶ *Types de nymphes d'Insectes holométaboles; A, pupe exarate; B, pupe obtectée; C, puparium de Diptère.*



I.G.D.A.

aspects. Ainsi, le *puparium* des Diptères est en réalité la dernière peau larvaire durcie. La nymphe des Lépidoptères, ou chrysalide, peut être entourée d'un cocon de soie dont la forme, la couleur, les éléments étrangers incorporés (gravillon, morceaux de feuilles) sont variables en fonction du groupe considéré. Chez beaucoup de Lépidoptères la chrysalide pend librement par un petit morceau de soie qui représente un vestige du cocon. Contrastant avec ces nymphes absolument immobiles, les nymphes de Culicides et de Chironomides (Diptères Nématocères) sont mobiles et très actives durant tout ce stade.

Certains holométaboles présentent des cas particuliers de développement, appelés *hypermétamorphoses*. Ce terme est utilisé pour désigner des cycles de développement où différents types de larves apparaissent lors des mues. Chez certains Staphylinidés (Coléoptères), la première larve, de type campodéiforme, recherche activement une pupe de Diptère Cyclorraphe dans laquelle elle pénètre en perçant un trou avec ses mandibules. Une fois installée, elle se nourrit et mue plusieurs fois en donnant une larve de type éruciforme. On trouve ce mode de développement chez d'autres Coléoptères (Rhipiphorides, Méloïdes) et chez les Strepsiptères. Chez les Strepsiptères, qui sont tous parasites d'Insectes supérieurs (Hémiptères, Hyménoptères), la femelle, qui se présente comme une sorte de kyste retenu dans les tissus de l'hôte, garde ses œufs dans sa cavité hémocélienne. A l'éclosion, les larves minuscules, de type campodéiforme, appelées *triongulins*, car chaque tarse porte trois griffes, sortent du corps de la femelle, et cherchent un nouvel hôte. Si elles le trouvent, elles creusent leur chemin dans son corps, et s'y installent pour poursuivre leur cycle. Lors de la première mue, le triongulin se transforme en une larve dégénérée et apode. Cette dernière caractéristique subsiste jusqu'au stade nymphal.

▼ *A gauche, larve éruciforme de Tortricide dans son cocon ouvert; à droite, chrysalide de Lépidoptère pendant librement par un vestige du cocon.*



A. Margiocco



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

Les mues chez les Insectes

Mécanismes des mues. La larve prend du poids, la masse des tissus internes augmente à travers le processus des divisions cellulaires, et la cuticule devient trop petite. A l'approche de la mue, la larve cesse de se nourrir et arrête toute activité, sauf pour chercher un lieu, en général bien dissimulé, favorable à l'accomplissement de la mue, car pendant un certain temps, elle sera très vulnérable. L'hypoderme sécrète un liquide contenant des enzymes qui vont digérer la partie interne de la cuticule (l'endocuticule et l'exocuticule). Les produits de cette « digestion » vont être réabsorbés pour être réutilisés lors de l'édification de la nouvelle cuticule. Puis l'hypoderme sécrète la nouvelle cuticule en commençant par les couches les plus externes (l'épicuticule et l'exocuticule). Il ne subsiste alors de l'ancienne cuticule qu'une espèce de « coquille » que l'individu quitte rapidement. Sur cette enveloppe, on remarque certaines zones privilégiées qui sont des lignes de rupture, ou *lignes ecdysiales,* généralement situées sur la capsule céphalique, et dorsalement, sur la zone thoracique. Le mécanisme de sortie est le suivant : l'Animal, selon le milieu dans lequel il vit, avale de grandes quantités d'air ou d'eau, ce qui le fait gonfler. La pression interne augmente; elle peut atteindre l'équivalent de 90 mm de mercure et la vieille enveloppe se rompt au niveau des lignes d'exuviation; c'est alors que l'Animal s'extirpe; la nouvelle cuticule est molle, souple, plissée et se tend sous la pression interne qui persiste. L'Animal lui-même est encore mou; cependant, certaines pièces comme les mandibules et la capsule céphalique sont déjà partiellement durcies et pigmentées. Ensuite les processus de tannage (durcissement) et de pigmentation de la cuticule vont se produire. La vieille cuticule s'appelle l'exuvie et le phénomène l'exuviation. L'exuvie ne comprend pas seulement l'enveloppe externe, mais aussi des morceaux du revêtement cuticulaire de l'intestin antérieur et postérieur et le système trachéen, qui sont d'origine ectodermique. La nécessité de ces mues apparaît clairement quand on sait qu'entre la larve néonate du bombyx du mûrier (Lépidoptère) et la dernière larve le poids de l'Animal est multiplié environ dix mille fois. Chez un autre Lépidoptère *(Cossus)*, cet accroissement est de l'ordre de soixante-douze mille fois.

Cependant, il faut signaler que s'il est commode de marquer le passage d'un stade larvaire au stade suivant par le phénomène de la mue, la croissance de l'Animal est continue à l'intérieur de la cuticule, et qu'au moment de l'abandon de la vieille cuticule l'Animal occupe déjà la nouvelle. Dans certains cas, la cuticule larvaire n'est pas rejetée avant l'apparition de l'imago (puparium des Diptères).

Nombre de mues et durée du développement larvaire. Le nombre de mues, qui varie en général de trois à neuf, est très variable selon les Insectes que l'on considère. Il dépend, en outre, d'un certain nombre de facteurs externes comme l'alimentation, la population, la taille des œufs, et, quelquefois aussi, du sexe. Certaines races locales d'Insectes ont un nombre de mues, fixé héréditairement, différent de celui de l'espèce typique.

Ainsi, une mite *(Tineola)* accomplira son cycle en vingt-six jours avec quatre mues, dans un milieu riche, et en neuf cents jours avec quarante mues, dans un milieu pauvre, certaines de ces mues en milieu défavorable s'effectuant sans qu'il y ait croissance. (Il arrive même, parfois, que la même mite « grandisse tout en diminuant ».) La taille de l'œuf dont est issue la larve influe sur le nombre de mues. Des larves, de petite taille, nées de petits œufs auront besoin d'une mue supplémentaire pour atteindre la taille normale. Des chenilles élevées dans des conditions de surpopulation sont plus actives, se nourrissent plus, et leur durée de vie larvaire peut être raccourcie de 80 %, avec une diminution du nombre de mues. Le nombre de mues peut également varier selon le sexe; chez les Strepsiptères, le mâle subit neuf mues, et la femelle seulement sept. La durée de vie larvaire varie également dans des proportions considérables, de quelques jours à plusieurs années. Ainsi, deux cigales américaines, *Magicicada trede-*



I. Bucciarelli



I. Bucciarelli



I. Bucciarelli

▲ ***Trois phases de développement d'un Lépidoptère Sphingide,*** **Celerio euphorbiae :** ***à gauche, la larve ; au milieu, la chrysalide ; à droite, l'imago.***

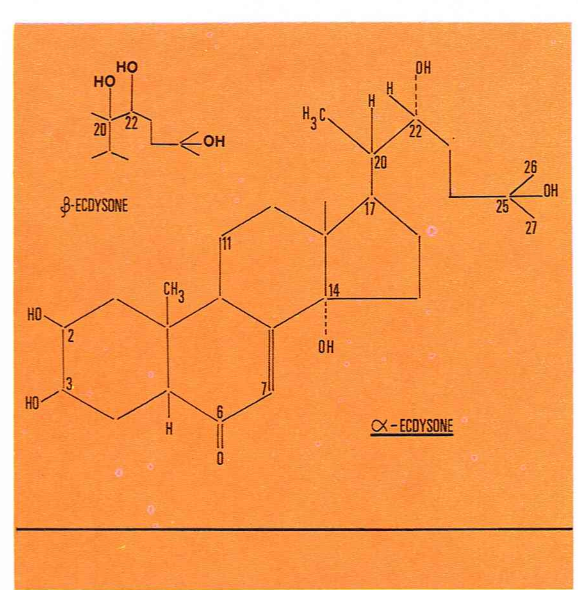
cim et *Magicicada septemdecim,* ont des vies larvaires qui atteignent respectivement treize et dix-sept ans.

Lois de la croissance. Le mécanisme de la croissance des larves d'Insectes peut être plus ou moins déterminé de manière empirique. Dyar a montré, il y a très longtemps, que la capsule céphalique des Lépidoptères croissait en largeur d'un facteur égal à environ 1,4 à chaque mue. Ce facteur, ou raison de l'accroissement, est constant pour une espèce donnée, et permet, parfois, de déduire d'après une série incomplète d'exuvies le nombre de mues larvaires d'un Insecte. Malheureusement, chez certains Insectes, cette loi subit de très nombreuses variations, et son utilisation se révèle impossible, d'autant plus que certains facteurs, la malnutrition par exemple, peuvent faire varier la raison de l'accroissement. Selon une autre loi empirique, la *loi de Przibram,* le poids de la larve double entre chaque mue, et à chaque exuviation, les dimensions linéaires s'accroîtraient d'un facteur égal à 1,26 ou $\sqrt[3]{2}$. Cette loi s'applique approximativement à un grand nombre d'Insectes, mais elle est fausse chez beaucoup d'autres. En fait, contrairement à ce que postule la loi de Przibram, la croissance est *dysharmonique,* ou *allométrique,* c'est-à-dire que chaque partie du corps croît à un rythme qui lui est propre. En effet, chez les Insectes, comme chez les autres êtres vivants, il n'y a jamais de croissance harmonique, au sens mathématique du terme ; chaque partie du corps ne s'accroît pas du même facteur que l'accroissement général. Cette dysharmonie porte sur tous les organes ou presque, et peut être en relation avec le sexe de l'individu considéré.

Physiologie de la mue. On sait, depuis une soixantaine d'années, que les phénomènes de mue sont sous la dépendance de sécrétions endocrines, de même que chez les Vertébrés la croissance, la reproduction et le taux de glucose dans le sang sont sous la dépendance d'hormones produites par les glandes endocrines. Mais ce n'est guère que depuis une quarantaine d'années que ces phénomènes ont été bien étudiés, et leurs mécanismes partiellement compris.

Les sites de production des hormones intervenant dans les mues sont presque tous étroitement associés au cerveau ou au système nerveux. Ce système neurosécréteur est composé de cellules qui sont situées dans la partie antérieure du cerveau et sont appelées *cellules neurosécrétrices de la pars intercerebralis* (C.N.S.P.I.) ; une paire de glandes, les *corpora cardiaca* (C.C.), est également associée au système neurosécréteur ; les *corpora allata* (C.A.) situés en arrière des corpora cardiaca n'ont pas la même origine embryologique. Quant à la glande ecdysiale (G. E.), elle peut prendre, selon sa localisation, le nom de *glande prothoracique* ou *glande céphalique.* Néanmoins, on préfère l'appeler glande ecdysiale, car ce terme exprime le rôle qu'elle joue. Les corpora allata et la glande ecdysiale ne font pas partie du système nerveux. Quelquefois, leurs structures sont modifiées, mais leur rôle reste le même. Ainsi, les corpora allata ou les corpora cardiaca peuvent être fusionnés (on dit alors *corpus cardiacum* et *corpus allatum*). Parfois, ils peuvent être réunis en un seul ensemble : l'anneau de Weismann des Diptères supérieurs. Mais quel que soit leur rôle, ces glandes sécrètent ou libèrent ce qu'on peut appeler les hormones du développement, car elles régulent certaines phases de la croissance, de la différenciation et de la morphogenèse.

Les hormones. Les cellules neurosécrétrices de la pars intercerebralis produisent une substance appelée facteur cérébral, ou *ecdysiotropine,* dont la nature chimique est encore indéterminée, bien que l'on pense de plus en plus qu'elle est de nature protéinique comme toutes les neurohormones connues. La glande ecdysiale libère l'*ecdysone,* ou hormone de mue, ou encore, hormone de croissance et de mue, qui fut la première hormone des Insectes à être isolée, purifiée et cristallisée. (Il fallut utiliser cinq cents kilos de pupes du Diptère *Calliphora,* qui, après extraction et purification, donnèrent 25 mg de substance active.) Les biochimistes en distinguent deux types : l'α-ecdysone, et la β-ecdysone, qui paraît être la plus importante après avoir été longtemps considérée comme un produit de la dégradation de l'α-ecdysone. La formule globale de l'ecdysone est $C_{27}H_{44}O_6$.



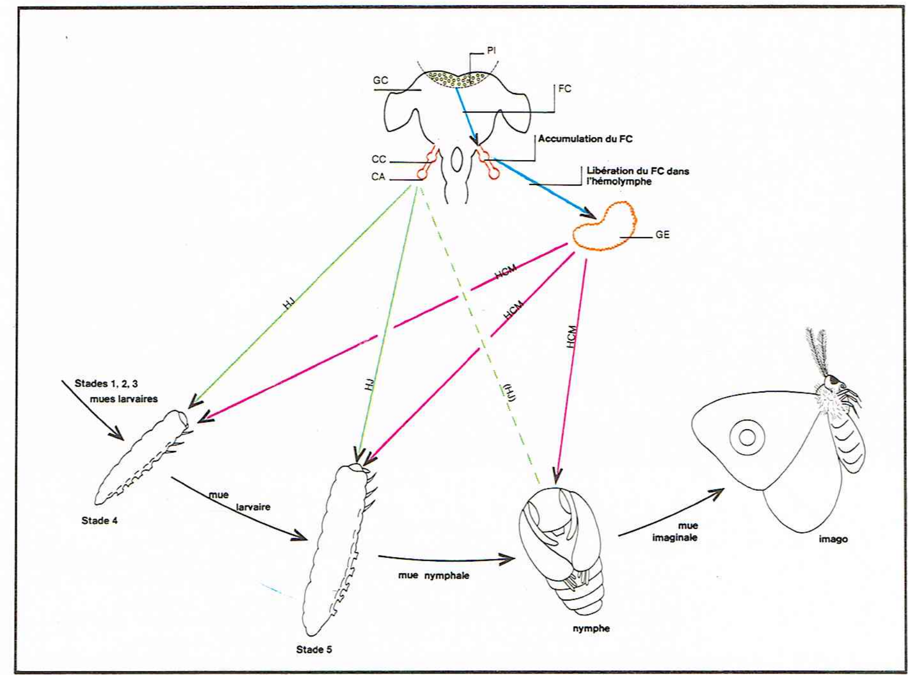
J. Menier

Les corpora allata sécrètent l'*hormone juvénile* (H.J.), ou *néoténine,* qui a aussi été isolée et purifiée.

Ces deux hormones, l'ecdysone et l'hormone juvénile, ne sont pas d'origine neurale, contrairement au facteur cérébral qui est lui une neuro-hormone.

Le mode d'action des hormones intervenant dans les phénomènes de mue a été mis en évidence par des expériences de ligature, d'ablation et d'implantation des différentes glandes.

Selon un schéma généralement admis, et excepté quelques petites variations qui interviennent dans certains cas, l'action des hormones de mue est la suivante : sous l'influence d'un stimulus (pas toujours bien connu), les cellules neurosécrétrices de la pars intercerebralis



G. Hodebert

▲ ***Schéma général de la régulation hormonale du développement post-embryonnaire : CA, corpora allata ; CC, corpora cardiaca ; FC, facteur cérébral ; GC, ganglions cérébroïdes ; GE, glande ecdysiale ; HCM, hormone de croissance et de mue ; HJ, hormone juvénile ; PI, pars intercerebralis.***

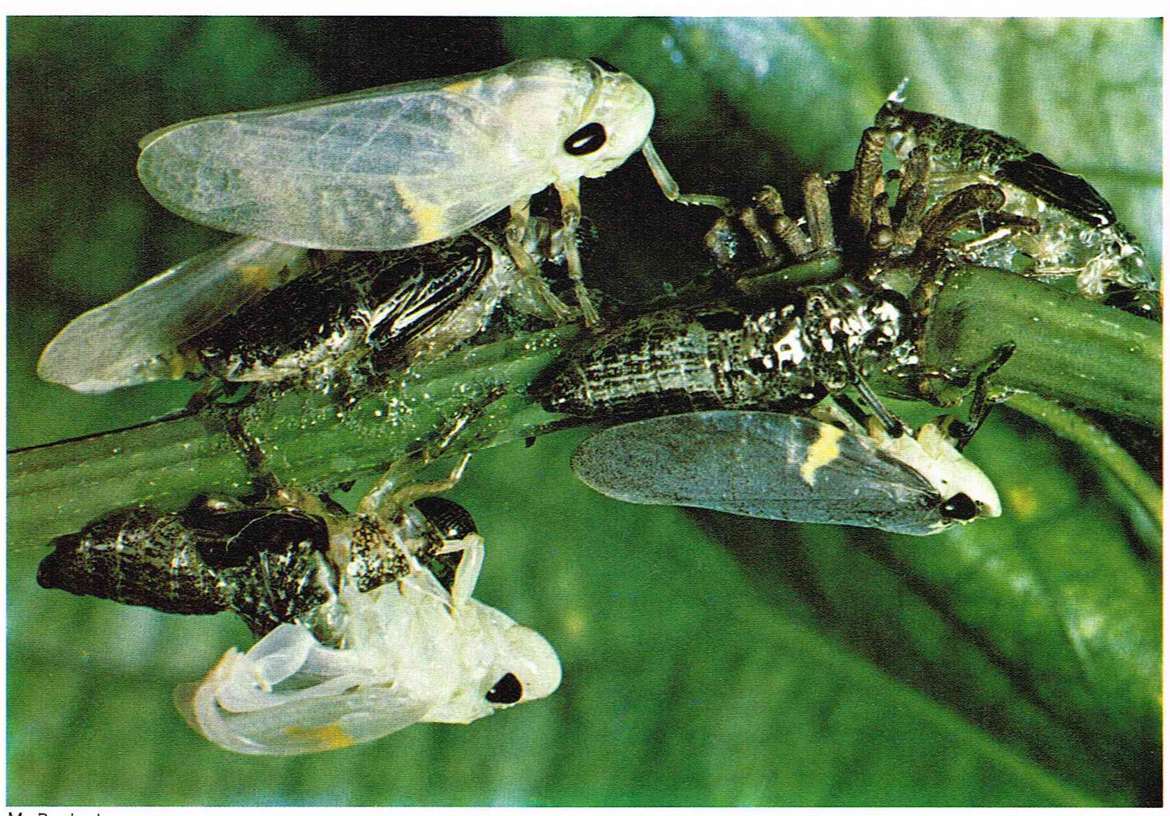
libèrent le facteur cérébral qui migre, le long des axones des cellules nerveuses, vers les corpora cardiaca. (A l'heure actuelle, on pense qu'il pourrait se produire également une libération directe dans l'hémolymphe.) Des corpora cardiaca, le facteur cérébral passe dans l'hémolymphe, qui le véhicule dans tout le corps. Cependant, seule la glande ecdysiale est sensible à ce facteur, et, sous son influence, elle libère, dans l'hémolymphe, de l'ecdysone qui va stimuler les cellules de l'épiderme (organe cible) ; ce sont ces dernières qui entament alors des processus de destruction de l'ancienne cuticule (apolyse), puis déposent les couches de la nouvelle cuticule.

Les corpora allata sécrètent l'hormone juvénile ; cette dernière n'a pas d'influence sur le déclenchement et le déroulement de la mue elle-même, mais sur le type de mue qui va intervenir. Si l'hormone juvénile est présente en quantité suffisante, la mue sera de type larvaire, c'est-à-dire que l'on passera d'un certain stade larvaire au stade larvaire suivant. Si, au contraire, la quantité d'hormone est faible, on passera du stade larvaire au stade nymphal ; enfin, si elle est absente, la nymphe donnera l'imago. L'hormone juvénile tend donc à maintenir l'Animal à l'état larvaire ; sa concentration dans l'hémolymphe détermine le type de mue. Avec des expériences d'ablation des corpora allata, on a pu obtenir des imagos nains (en effet, un certain nombre de mues larvaires pendant lesquelles la larve aurait grandi ont été ainsi supprimées). Inversement, des implantations de corpora allata actifs permettent d'obtenir des mues larvaires supplémentaires et, par conséquent, des imagos géants (jusqu'au double de la taille normale).

Les très nombreux travaux spécialisés poursuivis par des équipes de chercheurs ont permis de préciser certains mécanismes, concernant les hormones de mue et leurs actions.

Ainsi, le facteur cérébral, que l'on pensait être stocké dans les corpora cardiaca, peut, en plus, chez certains Aphides et Hétéroptères, être emmagasiné dans les parois de l'aorte. On pense même que chez certains Insectes, tel *Bombyx mori*, le ver à soie, les lieux de stockage pourraient être les corpora allata et non les corpora cardiaca.

L'ecdysone n'a jamais pu être isolée dans la glande ecdysiale elle-même, et on pense que sa synthèse pourrait être opérée dans un autre organe. Si cette hypothèse était vérifiée, la glande ecdysiale ne serait qu'un lieu de stockage ou de production soit d'un précurseur de l'α-ecdysone, soit d'une substance qui favoriserait sa synthèse ou sa libération ; c'est pourquoi, les chercheurs portent maintenant la plus grande attention à certaines protéines du sang dont la teneur diminue quand la concentration en ecdysone augmente. On pense également que le corps gras jouerait un rôle dans la transformation de l'α-ecdysone en β-ecdysone. On a récemment isolé, chez des Insectes, certaines substances jusqu'alors inconnues, qui auraient une action dans le déclenchement des mues (20-26-dihydroxyecdysone, inokostérone, ponastérone...). De certaines plantes, on a extrait des substances proches de l'α-ecdysone et la β-ecdysone et qui ont une action analogue ; à l'heure actuelle, on connaît environ trois douzaines de ces *phytecdysones*. Il est possible que ces substances, ingérées par les larves mangeuses de Végétaux, soient utilisées comme précurseurs de l'hormone de mue.



M. Boulard

▶ ***Métamorphoses de* Ptyelus grossus.**

Les chercheurs ont également isolé une deuxième hormone juvénile. On sait aussi maintenant que l'hormone juvénile est produite par les embryons, dès les premiers jours ou les premières heures du développement. Avec des dosages de plus en plus précis, on a constaté que, si la concentration en hormone juvénile devenait nulle au moment de la mue imaginale, elle redevenait importante chez l'adulte.

Autres actions des hormones de mue. L'ecdysone et l'hormone juvénile ont d'autres effets que ceux qu'elles exercent sur l'épiderme au moment de la mue. Nous n'en prendrons que quelques exemples.

Chez les holométaboles, l'ecdysone a un rôle primordial dans le développement des disques imaginaux. Lors de la pupaison des larves de Diptères, l'ecdysone provoque la contraction de la larve et le tannage de la cuticule (formation du puparium proprement dit) ou sa calcification ; de plus, il semble qu'une autre hormone, non encore isolée, intervienne également dans ce processus. L'ecdysone contrôle aussi le dépôt de certains pigments, les homochromes. Les pattes de certains Insectes se détachent très facilement quand on les saisit (réflexe d'autotomie), et leur régénération se fait au fur et à mesure des mues ; la possibilité d'un rôle joué par l'ecdysone dans cette régénération a souvent été suggérée par des expériences de transplantation de glande ecdysiale ; malheureusement, les résultats ne sont pas toujours très concluants. L'ecdysone agit aussi sur les chromosomes polytènes (chromosomes géants) des glandes salivaires, sur la régénération des muscles intersegmentaires, et sur l'activité des cellules phagocytaires durant les métamorphoses. Des travaux très récents (1972) semblent montrer que l'ecdysone, en présence d'un « facteur macromoléculaire » non encore bien connu, pourrait intervenir dans la spermatogenèse de certains Lépidoptères.

On sait maintenant que la sécrétion de l'hormone juvénile reprend après la mue imaginale, et même, dans certains cas, quelques jours avant cette mue. Elle intervient dans la détermination des phases solitaires et grégaires chez les criquets migrateurs. Ces phases se distinguent par des caractères morphologiques (pigmentation, dimorphisme sexuel), physiologiques (maturité sexuelle, fécondité, type de descendance), biochimiques et comportementaux. C'est une sécrétion accrue d'hormone juvénile qui est, au moins partiellement, responsable du maintien de certains caractères larvaires dans la phase solitaire. De même, le changement de couleur qui a lieu au cours du passage de la phase grégaire à la phase solitaire est sous la dépendance du taux d'hormone juvénile.

Mais le rôle le plus important de l'hormone juvénile est celui qu'elle joue dans les phénomènes de maturation sexuelle. Une femelle adulte de *Rhodnius prolixus* (Hémiptère hématophage) ne produit des œufs qu'après avoir pris un repas de sang. Si on enlève les corpora allata de cette femelle juste après le repas, elle ne pondra plus jamais d'œufs. On peut renverser cette situation, en implantant des corpora allata actifs (c'est-à-dire qui sécrètent de l'hormone juvénile). L'hormone juvénile contrôle la maturation des ovocytes et les mécanismes de dépôts des réserves vitellines, qui sont synthétisées dans le corps gras, libérées dans l'hémolymphe, puis incorporées dans les ovocytes.

Cependant, l'hormone juvénile n'agit pas seule dans ces phénomènes de maturation sexuelle et les neurosécrétions du cerveau y jouent un rôle très important. Enfin, signalons que l'hormone juvénile semble aussi être nécessaire à l'activation des glandes accessoires.

Les castes sont représentées dans certains groupes d'Insectes (termites, fourmis, abeilles) par un type reproducteur femelle, « la reine », par un ou plusieurs types femelles non reproducteurs, les « ouvrières », et par au moins un ou deux types de mâles, les mâles reproducteurs et les « soldats » (chez les termites). Ces castes se distinguent par des caractères morphologiques, anatomiques, physiologiques et comportementaux.

Chez les abeilles, les ouvrières ont des ovaires normalement réduits et ne pondent pas. Si on enlève la reine, on constate que les ovaires des ouvrières se développent. En effet, la reine sécrète, au niveau de ses glandes mandibulaires, des substances qui, lors du léchage de la reine par les ouvrières, sont absorbées par ces dernières et inhibent l'activité sécrétrice de leurs


A. Margiocco

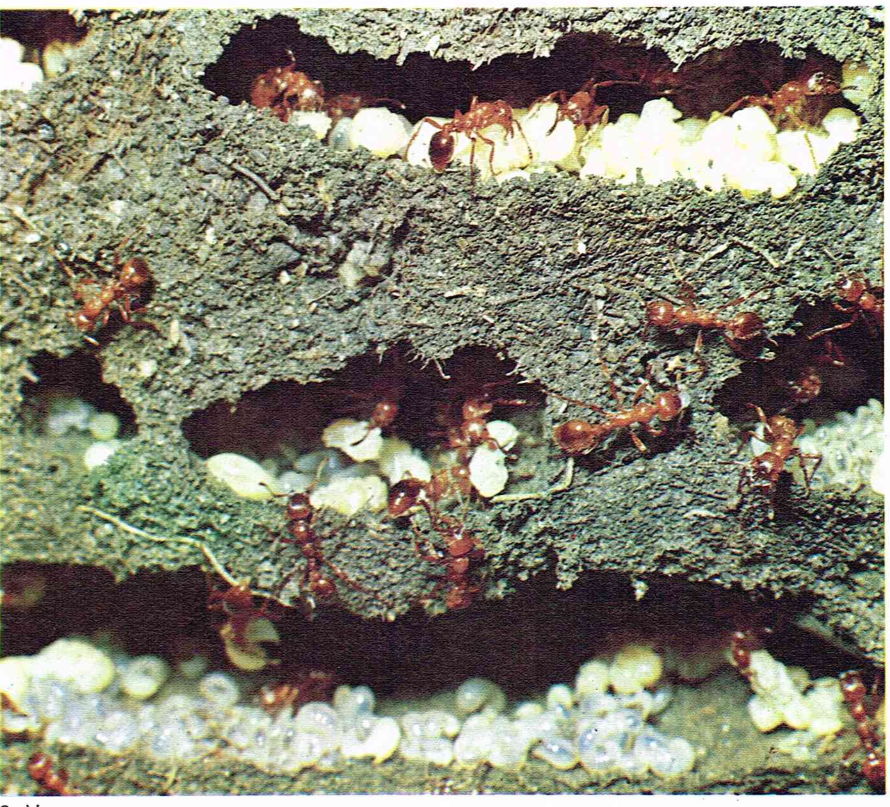
◀ ***Femelle et « soldats » de termites*** **Bellicositermes bellicosus.**

corpora allata ; c'est pourquoi, ceux-ci ne libèrent pas d'hormone juvénile responsable du développement ovarien. Si l'on enlève la reine, les ovaires des ouvrières se développent normalement.

Chez une fourmi, *Formica rufa*, l'hormone juvénile semble jouer un rôle indirect dans l'apparition des castes. La reine pond en hiver un petit nombre d'œufs de grande taille qui donneront naissance à des reines. En été, au contraire, elle pond en grandes quantités des petits œufs, qui n'atteignent qu'un huitième de la taille des œufs d'hiver et qui donneront des ouvrières. Les gros œufs sont riches en A.R.N. et en vitellus. On suppose qu'à cause du rôle de l'hormone juvénile dans le dépôt du vitellus, une diminution de l'activité des corpora allata de la reine provoque la ponte de petits œufs pauvres en vitellus, destinés à donner des ouvrières.

Mécanismes d'action des hormones. Nous étudierons brièvement les mécanismes possibles par lesquels agissent ces hormones. Pour l'ecdysone, deux thèses sont en

▼ ***Les fourmis sont des Insectes sociaux bien connus ; cette illustration montre un nid (en section verticale) de fourmis rouges.***


G. Mazza


Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ ***Chez certains Lépidoptères, comme l'imago de* Bombyx mori *que l'on voit ici, sorti de son cocon, la diapause est induite par des photopériodes longues.***

présence; l'une est fondée sur les découvertes de Jacob et Monod (mécanismes de régulation génique, existence d'un répresseur sur lequel se fixerait l'ecdysone pour inhiber son action); l'autre suggère que l'ecdysone modifie la perméabilité des membranes cellulaires aux petits ions, en particulier au potassium dont la concentration augmente dans les cellules, ce qui activerait des gènes spécifiques. C'est également à partir de ces deux hypothèses que l'on tente d'expliquer le mode d'action de l'hormone juvénile. En conclusion, on ne sait rien d'absolu sur les mécanismes d'action de ces hormones; il y a là un champ de la biologie absolument vierge.

Diapause et quiescence

L'existence d'un stade de repos, ou dormance (au sens large), est un caractère très répandu chez les êtres vivants qui habitent des milieux où les variations climatiques saisonnières sont très importantes. Ce stade de dormance est caractérisé par un arrêt du développement embryonnaire, de la croissance ou de l'activité reproductrice, et n'existe pas seulement chez les Insectes, mais également chez les autres Arthropodes, les Végétaux, et même chez les Vertébrés (par exemple, l'hibernation des Mammifères). La quiescence est une phase d'arrêt du développement due à des conditions temporaires défavorables; elle cesse dès que les conditions redeviennent favorables.

Dans la diapause, un ensemble particulier de facteurs externes bloquent le développement par l'intermédiaire du système neuro-endocrinien, même si les autres conditions, pourtant favorables, sont présentes. La rupture de diapause ne s'effectuera que grâce à un autre ensemble de facteurs opérant toujours par l'intermédiaire du système neuro-sécréteur, et qui lèvera le blocage. La diapause peut intervenir pendant le développement embryonnaire (diapause embryonnaire au stade de l'embryon rudimentaire, ou embryon complet, mais non encore éclos, et à tous les stades intermédiaires), pendant le développement larvaire (diapause larvaire), pendant le stade nymphal (diapause nymphale) ou imaginal (dans ce cas, la diapause se limite à un arrêt de l'activité reproductrice). La diapause peut être obligatoire ou facultative. Si elle est obligatoire, l'espèce est *univoltine,* c'est-à-dire qu'il y a une seule génération par an. Si elle est facultative, l'espèce peut être *bivoltine* (deux générations par an) ou *polyvoltine* (plusieurs générations par an). Le plus souvent, il n'y a qu'un seul stade de diapause, mais on connaît quelques cas où l'espèce subit deux diapauses. Les facteurs intervenant dans le déclenchement de la diapause sont très nombreux et extrêmement complexes. ils peuvent être extérieurs (par exemple climatiques) ou intérieurs (cessation de l'activité des systèmes neuro-sécréteurs conditionnant le développement et la croissance).

Les principaux facteurs externes intervenant dans le déclenchement de la diapause sont la photopériode, c'est-à-dire l'alternance du jour et de la nuit et les longueurs relatives de ces deux périodes, la température et la nutrition. C'est le rapport de la longueur du jour à la longueur de la nuit qui détermine le déclenchement de la diapause, mais son action elle-même est souvent en rapport avec la température; une longueur de jour particulière induit la diapause lorsque la température est comprise entre certaines limites. Chez la majorité des Insectes, une photopériode courte (entre six et seize heures de jour par vingt-quatre heures) déclenche la diapause. Le cas du ver à soie *Bombyx mori* (Lépidoptère), où ce sont des photopériodes longues qui induisent la diapause (durée de jour supérieure à seize heures), est exceptionnel.

Le mécanisme de l'action de la photopériode n'est pas encore totalement élucidé; on pense que ce sont les pigments caroténoïdes qui seraient les récepteurs des stimuli. Par ailleurs, on sait que ce ne sont pas les yeux qui interviennent; chez certains Lépidoptères, ce seraient les ocelles; chez *Pieris brassicae,* un Lépidoptère, le cerveau peut répondre directement à la photopériode. On pense de plus en plus à l'heure actuelle que les facteurs agissent sur les cellules neurosécrétrices de la pars intercerebralis et contrôlent la sécrétion du facteur cérébral. Ce seraient, en outre, les mêmes mécanismes qui régiraient l'entrée en diapause et sa rupture.

La levée de diapause se fait très souvent par l'exposition au froid, le retour à la température normale permettant la reprise du développement. L'action du froid s'effectue par l'intermédiaire du cerveau; on l'a démontré sur *Hyalophora cecropia* (Lépidoptère Saturnidé) par l'expérience suivante. Lorsqu'une nymphe de ce papillon en état de diapause est privée de son cerveau, elle ne reprend jamais son développement, quelles que soient ensuite les conditions dans lesquelles on la place. Cependant si on implante un cerveau de nymphe refroidie, c'est-à-dire ayant subi une longue exposition au froid, le développement aura lieu de nouveau. La présence de la glande ecdysiale est, elle aussi, nécessaire, chez les larves. On en conclut que la diapause est due à l'absence de neurosécrétions cérébrales qui provoquent la libération d'ecdysone. Mais, chez les œufs, la diapause est provoquée par la présence d'une hormone inhibitrice sécrétée par la mère au moment de la ponte; l'existence d'une diapause de l'œuf de *Bombyx mori* est déterminée par les conditions de photopériode et de température auxquelles la mère a été soumise dès les premiers stades de son développement, dans l'œuf et durant le premier stade larvaire. Cette diapause est provoquée par une hormone de

diapause sécrétée par le ganglion sous-œsophagien de la mère. On a réussi à extraire cette substance; si elle est injectée à une nymphe femelle de *Bombyx*, le papillon naissant de cette nymphe produit obligatoirement des œufs qui entreront en diapause, même si, primitivement, il appartenait à une race produisant des œufs sans diapause.

Chez les imagos, la diapause se manifeste essentiellement par un arrêt des phénomènes de reproduction. Elle est sous le contrôle du taux d'hormones juvéniles produites par les corpora allata. Il faut signaler enfin qu'on pense avoir trouvé un cas où la levée de diapause se ferait par une hormone, la proctodone, sécrétée par des cellules particulières de l'intestin. Cependant, des expériences sont encore en cours pour établir définitivement son rôle.

Le déterminisme du sexe

On entend par déterminisme du sexe le mécanisme par lequel vont apparaître les mâles et les femelles au sein d'une même espèce. On sait que les noyaux des cellules contiennent des chromosomes associés par paires, parmi lesquels les chromosomes sexuels forment une paire de chromosomes semblables (appelée XX) ou dissemblables (XY). Quelquefois, il n'y a qu'un seul chromosome sexuel (XO). Il existe des formules chromosomiques sexuelles complexes, du genre X_1X_2Y, XY_1Y_2, jusqu'à $X_1X_2X_3X_4X_5Y$ chez un Hétéroptère Réduvidé *(Sinea rileyi)*.

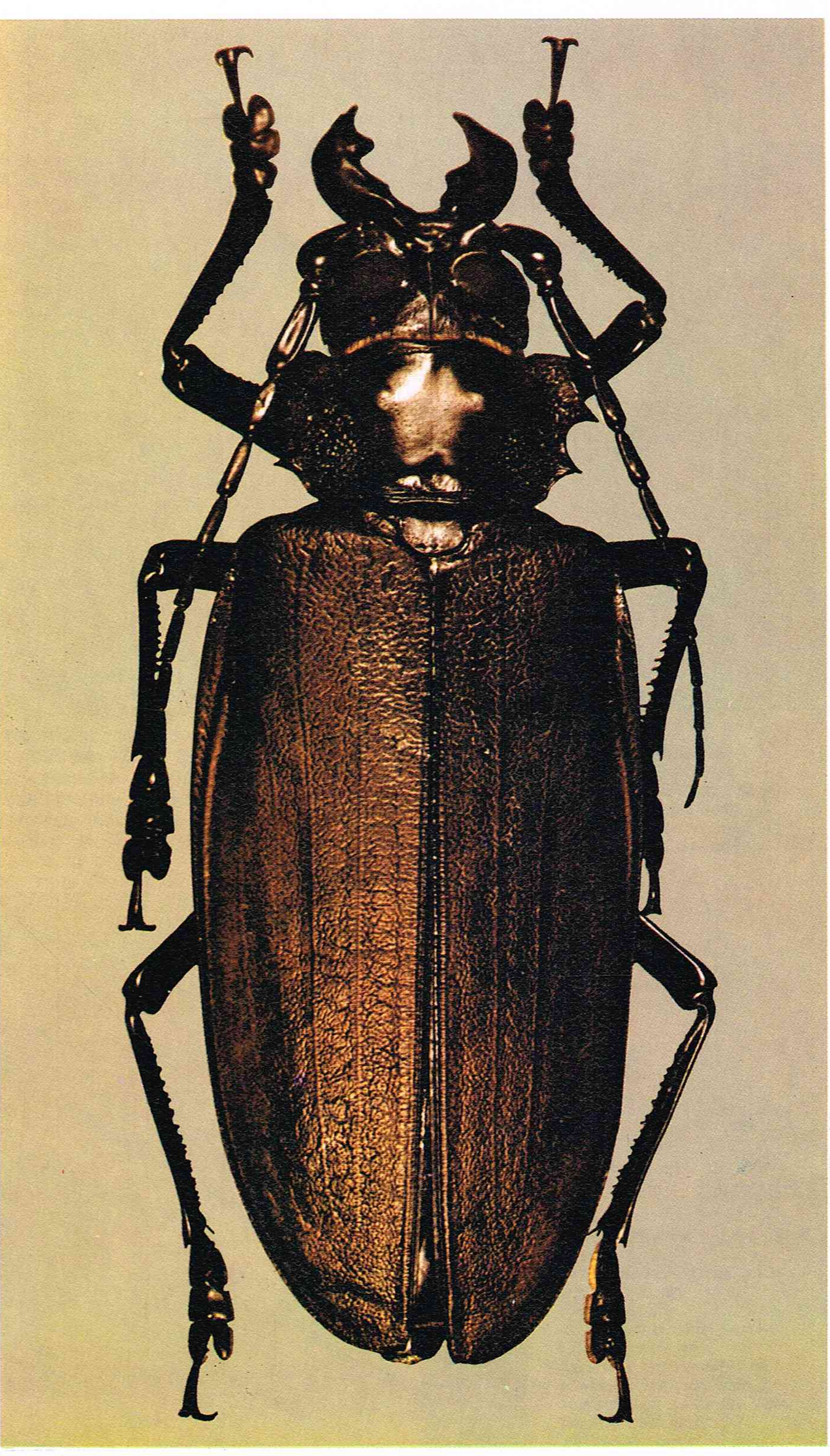
Les chromosomes non sexuels, appelés *autosomes,* sont en nombre très variable : de deux, chez certains Diptères Simulidés, à cent quatre-vingt-dix ou cent quatre-vingt-onze, chez un Lépidoptère Psychidé, *Lysandra nivescens;* c'est d'ailleurs le plus grand nombre de chromosomes connu chez un être vivant.

Lors de leur formation, les gamètes n'auront plus, après le phénomène de réduction chromatique, que la moitié du nombre des autosomes et un seul chromosome sexuel ou même pas du tout, si on a affaire à une formule du type XO. Les XX sont dits *homogamétiques*, c'est-à-dire qu'ils vont produire des gamètes d'un seul type (X). Les XY ou XO sont dits *hétérogamétiques*, c'est-à-dire qu'ils produiront deux types de gamètes (X et Y, X et O). Le sexe hétérogamétique est représenté par les femelles chez les Lépidoptères et les Trichoptères, tandis qu'il est représenté par les mâles chez tous les autres Insectes, y compris les Aptérygotes. En principe, les gamètes de chaque catégorie sont produits en nombre égal; de ce fait, au moment de la fécondation, il y a théoriquement autant d'œufs XX, XY ou XO, et le *sex-ratio* est égal à un (c'est-à-dire qu'il y a autant de mâles que de femelles). Mais dans certaines conditions de température, le sex-ratio peut être modifié; ainsi chez *Talaeporia* (Lépidoptère Psychidé), on aura cent femelles pour cent soixante-deux mâles si les œufs se développent entre 30 et 37 °C, et cent femelles pour soixante-cinq mâles s'ils se développent entre 3 et 8 °C. D'autres facteurs peuvent aussi intervenir, comme la longueur de la période séparant la maturité sexuelle de la date de la fécondation, les facteurs nutritionnels; ainsi, selon la nutrition, les ovocytes peuvent donner soit de petits œufs qui ne subiront pas la réduction chromatique, et qui produiront des femelles, soit de gros œufs qui subiront la réduction chromatique et produiront des mâles. Un autre exemple classique du déterminisme du sexe est représenté par les Hyménoptères, chez lesquels le déterminisme est chromosomique, mais par absence de chromosome; les femelles sont capables de contrôler la fécondation des œufs qu'elles pondent; les œufs fécondés donneront des femelles, les œufs non fécondés des mâles.

Cependant, dans les phénomènes classiques, il ne suffit pas qu'il y ait un chromosome Y pour que l'Insecte soit mâle; dans certains cas, chez *Drosophila melanogaster* par exemple, le sexe dépend d'un équilibre entre certains gènes portés par les autosomes (caractères mâles). Le chromosome Y n'a pas de rôle direct dans le déterminisme du sexe. Les individus ayant un chromosome X et pas de chromosome Y sont des mâles, mais stériles, avec une spermatogenèse anormale. La spermatogenèse est normale quand certains gènes portés par le chromosome Y sont présents.

Les *gynandromorphes* sont des individus chez lesquels certaines parties du corps sont mâles et d'autres femelles. Cette particularité est due aux combinaisons chromosomiques des cellules qui sont variables d'un territoire à un autre. Ces phénomènes débutent très tôt, au moment de la fécondation de l'œuf par le spermatozoïde, par l'élimination d'un chromosome, ou par la fécondation d'un œuf contenant deux noyaux, l'un ayant un X, l'autre un Y, comme chez les Lépidoptères. Cela entraîne, lors du clivage de l'œuf, l'existence de noyaux à structure « mâle », et « femelle », qui vont exprimer leurs caractères lors de la mue imaginale. On distingue deux types de gynandromorphes : le type *bipartite,* c'est-à-dire où la moitié de l'Insecte est mâle, l'autre moitié femelle, et le type mosaïque, chez qui les caractères mâles et femelles sont répartis au hasard.

▼ ***Les Insectes géants, tel ce Cérambycide américain*** **Titanus giganteus** ***qui mesure jusqu'à 20 cm, se rencontrent dans les régions tropicales.***



M. Boulard

Écologie

A un observateur superficiel il pourrait sembler que la nature a surtout favorisé les Vertébrés ; en effet, dans les milieux naturels, ce sont les Oiseaux, les Mammifères, les Poissons, parfois les Reptiles et les Batraciens, qui apparaissent au premier coup d'œil. Cependant la réalité se présente bien différemment à celui qui veut se donner la peine d'observer avec un peu d'attention. Grâce à leurs particularités biologiques, les Insectes représentent une réussite éclatante à tous les points de vue.

Particularités biologiques des Insectes

La petite taille des Insectes explique qu'ils puissent souvent passer inaperçus. Les espèces les plus communes ont une taille qui est de l'ordre de quelques millimètres. Les plus petits Insectes sont de taille inférieure aux plus grands Protozoaires : des Hyménoptères parasites qui se développent dans les œufs d'autres Insectes ne dépassent pas 0,5 mm, le plus petit étant sans doute *Alaptus magnanimus,* Hyménoptère Mymaridé qui mesure 0,2 mm. Des Coléoptères de la famille des Ptiliidae ne sont guère plus grands. Les Insectes géants se rencontrent dans les régions tropicales ; ils peuvent atteindre la taille des petits Mammifères ; *Titanus giganteus,* un Cérambycide américain, mesure jusqu'à 20 cm ; le papillon *Erebus agrippina* du Brésil a une envergure de 30 cm ; certains phasmes atteignent la même longueur. La petite taille de beaucoup d'Insectes facilite leur transport par le vent ou involontairement par l'homme : on a trouvé, dans des filets posés dans une base de l'Antarctique, des espèces australiennes qui avaient été entraînées à plus de 3 000 km de leur lieu d'origine. En 1933, cinquante ans après l'éruption du Krakatoa, qui avait anéanti toute vie sur cette île proche de Java, sept cent vingt espèces d'Insectes, venues des îles voisines, transportées sans doute par des courants aériens ou grâce à des radeaux formés de troncs d'arbres et de débris végétaux, étaient déjà recensées.

Les Insectes représentent au moins sept cent mille du million d'espèces animales connues ; le nombre réel d'espèces est peut-être de deux à trois fois supérieur. Cette extraordinaire diversité a permis aux Insectes de coloniser presque tous les milieux, sauf le milieu marin où ils sont très rares. Une autre raison pour laquelle les Insectes ont de très nombreux individus est leur fécondité élevée et leur cycle de développement souvent court, qui permettent plusieurs générations par an. Leur abondance est telle qu'ils représentent sur terre le groupe animal dont la biomasse (c'est-à-dire le poids à l'hectare) est la plus élevée, alors qu'en mer ce record est détenu par de petits Crustacés, les Copépodes. Quelques chiffres donneront une idée de l'abondance des Insectes. En Allemagne, dans un champ de luzerne, on a compté sept cent quatre-vingt-dix espèces d'Insectes ; dans un milieu naturel peu perturbé par l'homme comme la forêt de Fontainebleau, il y a plus de trois mille espèces de Coléoptères sur 25 000 hectares. Une colonie d'abeilles peut comprendre jusqu'à cinquante mille individus et un nid de fourmis jusqu'à cinq cent mille. Le professeur Pavan a estimé que, dans les Alpes italiennes, il y a plus de un million de nids de fourmis rousses, peuplés de trois cents milliards d'individus, capables de consommer en une année mille cinq cents tonnes de nourriture. Le record est détenu par le criquet pèlerin dont certains nuages, ou essaims, couvrant jusqu'à 100 km², ont été estimés à 70 000 tonnes. Alors que la glossine, ou mouche tsé-tsé, qui est ovovivipare, ne donne qu'une larve à la fois, et a donc une faible fécondité, la reine de l'abeille domestique pond de deux mille à trois mille œufs par jour et celle de certaines espèces de termites peut en pondre plusieurs millions au cours de sa vie. Le charançon du blé, *Sitophilus granarius,* a une fécondité de cinquante à deux cent cinquante œufs et huit à douze générations annuelles. Lorsque les conditions climatiques sont favorables, le puceron du chou *Brevicoryne brassicae* peut avoir douze générations entre le 15 mars et le 15 août. Pendant ce temps la descendance théorique d'une femelle pourrait être de cinq cents milliards d'individus, représentant une biomasse de 250 tonnes !

Il existe, heureusement, dans la nature des mécanismes régulateurs qui interviennent pour limiter l'expansion des Insectes. Lorsque ces mécanismes ne peuvent agir, des pullulations se produisent. C'est ce qui a lieu souvent à la suite d'interventions maladroites de l'homme.

Les Insectes manifestent une très grande résistance vis-à-vis des agressions du milieu. Ils peuvent ainsi coloniser des régions aux climats extrêmes. Des larves de moustiques et de divers autres Diptères habitent des sources chaudes dont la température atteint 52 °C ; à l'opposé, le Coléoptère cavernicole, *Isereus xambeui,* vit et se reproduit dans une grotte glacée de l'Isère, dont la température varie de 0 °C en hiver à + 1 °C seulement en été. Au Canada, un Hyménoptère, *Bracon cephi,* résiste à des froids de — 20 °C en accumulant dans son organisme des quantités importantes de glycérine, substance ayant un pouvoir protecteur et agissant comme un véritable antigel. Au Sahara, la fourmi *Cataglyphis bombycina* se déplace en plein soleil à la surface du sable alors que la température de l'air dépasse 50 °C.

Beaucoup d'Insectes, dits *xérophiles,* peuvent supporter une grande sécheresse sans en souffrir. Les cas les mieux connus sont ceux du ver de farine *Tenebrio molitor,* et de la mite, dont la chenille mange la laine des vêtements. Ces Insectes peuvent se passer d'eau dans leur alimentation et sont capables d'utiliser l'eau de métabolisme provenant de l'oxydation de leurs aliments. La larve de *Tenebrio* peut perdre presque toute l'eau de son corps sans en souffrir ; elle grandit simplement moins vite.

Les rayonnements ionisants, si dangereux pour l'homme et les Mammifères, ne sont nocifs aux Insectes qu'à des doses élevées, dix à cent fois supérieures à celles qui tuent les Mammifères.

Les Insectes peuvent aussi résister à de très basses pressions et à l'absence momentanée d'oxygène. Cette caractéristique leur permet de coloniser les hautes montagnes, où l'air se fait rare, ou bien le fond des lacs dont l'eau est dépourvue d'oxygène et où la vie anaérobie est obligatoire.

L'existence d'un tégument plus ou moins imperméable rend les Insectes relativement résistants aux produits toxiques. Le cas extrême de résistance est celui de la mouche *Psilope petrolei,* dont les larves mangent des Insectes morts qui tombent dans le pétrole et peuvent aussi se nourrir des paraffines du pétrole grâce à des Bactéries qui vivent en symbiose dans leur intestin.

Leur fécondité élevée et leur grande rapidité de développement donnent aux Insectes des possibilités d'adaptation rapide à des conditions de vie nouvelles. Les deux exemples les plus remarquables sont certainement l'acquisition de la résistance aux insecticides et l'apparition de ce que l'on a appelé le *mélanisme industriel.* On désigne sous ce nom un phénomène qui est apparu depuis la seconde moitié du XIX[e] siècle chez plusieurs espèces de papillons de Grande-Bretagne, et en particulier chez *Biston betularia,* la phalène du bouleau. Le milieu naturel a été très modifié par l'industrialisation et les troncs des arbres sont de plus en plus souvent recouverts de suie noire. Or, les papillons comme *Biston betularia* se

▶ ***Le mélanisme industriel a induit chez plusieurs espèces de papillons, notamment chez* Biston betularia *dont on voit ici le phénotype normal, des formes foncées de plus en plus communes dans les régions industrielles.***

D. Giussani

posent sur les arbres avec les ailes étalées ; ils sont alors presque invisibles sur les arbres clairs des régions non industrialisées, en raison de leur couleur de fond blanche, parsemée de taches noires. En 1848, une forme foncée est apparue aux environs de Manchester et elle est devenue de plus en plus commune ; actuellement, elle a supplanté presque totalement la forme claire dans les régions industrielles. On a pu montrer que, sur les troncs noircis par la suie, la forme noire est mieux camouflée que la forme claire. Elle échappe ainsi plus facilement aux Oiseaux insectivores. Résultat d'une mutation, la forme foncée de la phalène du bouleau a pu s'installer rapidement (en moins de cinquante ans), grâce à la sélection naturelle.

Ce phénomène s'est produit également chez soixante-dix autres espèces de papillons. Il est connu chez une coccinelle de notre pays : la forme des campagnes est rouge avec des taches noires, alors que la forme des villes devient de plus en plus foncée, certains exemplaires ayant même perdu complètement leur pigmentation rouge.

L'univers des Insectes

En raison de leur petite taille, les Insectes vivent dans un milieu très différent du nôtre. Ils ont fréquemment la possibilité de trouver des refuges dont les conditions de température, d'humidité et d'éclairement leur sont favorables. Ces climats localisés à des espaces peu étendus sont appelés *microclimats,* par opposition au climat général d'une région donnée auquel sont soumis l'homme et les Animaux de grande taille et qui correspond aux valeurs mesurées par les stations météorologiques.

En montagne, l'hiver, la neige protège très efficacement le sol du refroidissement ; pour une température de — 33,7 °C à un mètre au-dessus du sol, il règne sous un mètre de neige une température de — 0,6 °C, très supportable pour les Insectes qui se sont réfugiés dans le sol. La seule présence de pierres sur le sol suffit à créer des microclimats très variés (c'est également le cas en plaine). Dans l'Himalaya, vers 4 000 mètres d'altitude, par une journée ensoleillée et sans nuages, la température atteint 30 à 35 °C, à la surface des rochers, celle de l'air est de 2 à 7 °C ; la nuit, le rayonnement nocturne est tel que la température baisse jusqu'à — 10 °C à la surface des rochers, alors qu'elle reste à peu près constante, de l'ordre de 7 °C sous les pierres. L'humidité est constamment élevée sous les pierres, alors que le sol est sec ; on peut le constater en retournant un bloc rocheux par une journée ensoleillée en montagne. On comprend l'importance écologique de ces refuges et le fait que, dans les sévères conditions climatiques de la haute montagne, presque tous les Invertébrés vivent sous les pierres.

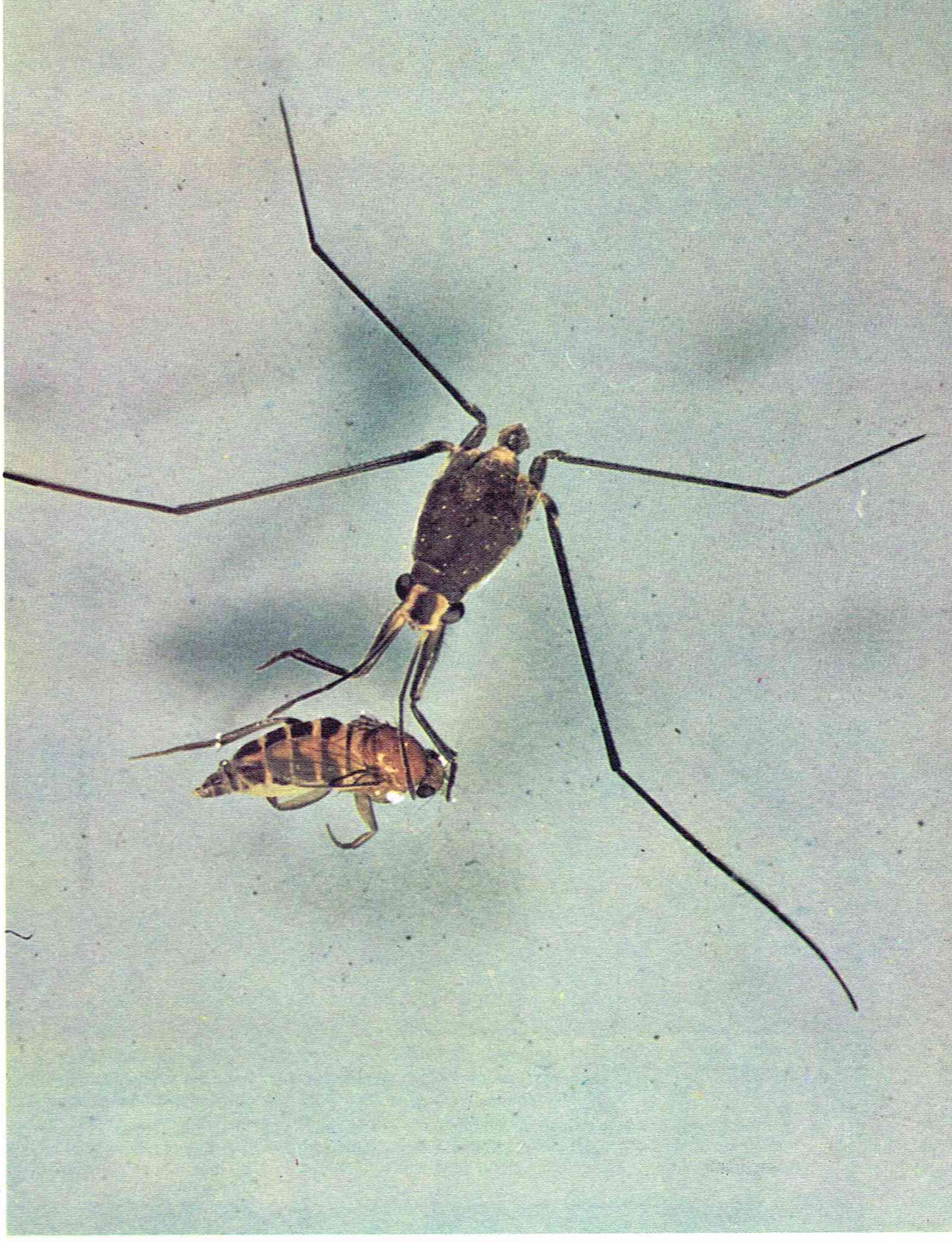
Le microclimat des *troncs d'arbres* abattus où habitent de nombreux Insectes est également très particulier. Alors que la face supérieure, exposée au soleil, a une température élevée pouvant atteindre 50 °C en surface ou sous l'écorce, la face inférieure a une température bien moins élevée, voisine de celle qui est enregistrée dans les abris météorologiques ; par contre, l'humidité y est très élevée. Ces variations sont importantes pour le développement des Insectes. Par exemple, le Coléoptère Scolytide *Ips typographus* ne pond ni dans la zone trop exposée au soleil, ni dans la zone inférieure trop humide, mais dans une zone latérale où la température et l'humidité conviennent à l'éclosion des œufs et au développement des larves.

Le sol a un microclimat très spécial. L'humidité y est généralement élevée et la température très variable suivant la profondeur. A la surface d'un sol nu, dépourvu de végétation, comme une plage sableuse ou une dune, la température au soleil peut dépasser 50 °C en plein midi dans nos régions et, le plus souvent, les Insectes évitent d'y circuler en plein jour. Mais, dès que l'on s'enfonce de quelques centimètres, les variations de température sont très amorties ; on peut mesurer 22 °C à 10 cm de profondeur, alors qu'il règne 54 °C en surface. Les Insectes fuient la grande chaleur en s'enterrant le jour au pied des plantes et ils adoptent un rythme d'activité nocturne.

La forêt fournit des exemples de microclimats très variés offrant des possibilités à des Insectes aux besoins fort divers.

Dans la grande forêt équatoriale telle que celle qui existe encore en Afrique, la pénombre règne en sous-bois. Quand on descend, par une journée ensoleillée, de la cime des grands arbres, qui culminent vers 40 mètres, jusqu'au sol, on a l'impression de descendre dans un puits. L'éclairement passe de 100 000 lux à 200 lux ; la température s'abaisse de 32 °C à 27 °C et l'humidité relative s'élève de 30 % à 80 % ; le vent est considérablement ralenti et presque nul au niveau du sol. Cette variation verticale des principaux facteurs climatiques explique la répartition de beaucoup d'Insectes ; certains, qui recherchent un éclairement intense, restent constamment au sommet des grands arbres et ne descendent presque jamais au sol (c'est le cas de beaucoup de papillons) ; d'autres, comme certains moustiques, se cantonnent à une hauteur où l'humidité relative leur est favorable ; d'autres, enfin, ne quittent jamais la surface du sol. Beaucoup s'installent dans les clairières, où la faune est souvent plus dense et plus variée que dans le sous-bois.

Dans les forêts des régions tempérées, les variations microclimatiques sont moins nettes, mais elles existent. La lumière est indispensable au vol des scolytes ; des espèces comme *Cryphalus piceae* ou *Pityogenes chalcographus* ne s'installent pour pondre que sur des branches ensoleillées situées sur des arbres en bordure d'une clairière.



J. Carayon

▲ ***Les* Halobates, *ici un mâle vivant agrippant un moucheron, sont quelques-uns des Insectes vivant à la surface des mers.***

Les Insectes et la vie aquatique

L'abondance des Insectes et leurs possibilités d'adaptation en font des éléments essentiels de tous les milieux ; néanmoins, ils sont fort rares en mer. On ne peut guère citer que les *Halobates,* punaises qui vivent à la surface de l'eau dans certaines régions, telles que la mer des Sargasses, les côtes de Floride et de Californie, ainsi que des Diptères Chironomides du genre *Pontomyia* que l'on trouve dans le Pacifique, dans la région des îles Samoa et



A. Margiocco

▲ *En haut, un spécimen de* Nepa rubra, *Insecte plus connu sous le nom de « scorpion d'eau ».*

▼ *Ci-dessous,* Ranatra linearis *autre Insecte aquatique ; en bas, larve aquatique d'Odonate Zygoptère. Ces larves respirent grâce à des trachéobranchies rectales.*

Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



du Japon. Les mâles des *Pontomyia* nagent activement, les femelles, dépourvues d'ailes et de pattes, de même que les larves, vivent dans des tubes construits entre les feuilles de plantes aquatiques submergées.

Pourquoi les Insectes sont-ils quasiment absents au cœur des océans ? La salinité de l'eau ne semble pas pouvoir être mise en cause puisque de nombreuses espèces se rencontrent dans certaines pièces d'eau très salée, comme les plans d'évaporation des marais salants. Le Coléoptère Dytiscide *Potamonectes cerisyi* pullule dans les eaux sursalées de Camargue ; des larves de Diptères des genres *Ephydra* et *Stratiomiya* supportent des salinités de 350 grammes de sel par litre, soit dix fois la salinité de l'eau de mer normale. Peut-être la place que les Insectes auraient pu occuper en mer était-elle déjà prise par d'autres organismes, tels que les Crustacés ?

On peut distinguer deux catégories d'Insectes aquatiques : les espèces de pleine eau ou vivant sur le fond sont des aquatiques vrais, et les espèces vivant en surface sont des semi-aquatiques. Les principaux facteurs limitant la pénétration des Insectes en profondeur sont l'absence d'oxygène et la faiblesse de l'éclairement. Dans les grandes profondeurs des lacs on trouve peu d'Insectes ; toutefois certaines larves de Chironomides ont été découvertes à 300 mètres. Notons que très peu d'Insectes passent la totalité de leur vie dans l'eau sans en sortir au moins à certaines périodes. Cependant, des punaises aquatiques de la famille des Hélopeltidés, qui vivent dans le lac Tanganyika, semblent bien rester constamment submergées ; de même, une espèce de corise se rencontre constamment à 15 mètres de profondeur et à plusieurs kilomètres au large dans les grands lacs américains, et elle ne vient apparemment en surface qu'à de longs intervalles.

Les conditions de vie dans les eaux douces déterminent en grande partie la biologie des Insectes aquatiques. La teneur en oxygène dissous est un facteur important, car ce gaz est peu soluble dans l'eau, et il l'est d'autant moins que la température est plus élevée. Les Insectes aériens respirent par des trachées qui s'ouvrent à l'extérieur par des stigmates servant aux échanges gazeux.

Une solution pour les Insectes aquatiques consiste dans la fermeture de tous les stigmates et le développement de branchies trachéennes plumeuses, généralement localisées de chaque côté de l'abdomen. Celles-ci se rencontrent, par exemple, chez les larves d'éphémères, de Plécoptères, de Trichoptères, et de divers Coléoptères ; chez les larves de libellules, les branchies sont situées dans le rectum. Parfois, l'absorption d'oxygène se fait à travers la paroi du corps, qui est suffisamment mince pour être perméable aux gaz ; c'est le cas chez certaines larves d'éphémères ou de Lépidoptères aquatiques.

La majorité des Insectes aquatiques à l'état adulte (Coléoptères, Hémiptères) respirent de l'air en nature. Généralement, leurs stigmates sont partiellement fermés et seuls ceux qui sont situés dans la partie postérieure du corps tendent à rester fonctionnels. Ces Insectes gardent une provision d'air qui peut se trouver soit dans des troncs trachéens assez volumineux pour servir de réservoirs (larves de moustiques et de dytiques), soit sous les élytres (dytique adulte), soit encore sur le dessus de l'abdomen (notonecte et corise). Dans ce dernier cas, le corps est recouvert de poils non mouillables, hydrofuges, qui tiennent l'eau à distance, de sorte que l'Insecte, quand il reste dans l'eau, peut emporter avec lui sa provision d'air. Ces réserves d'air sont bien visibles chez les notonectes : lorsque l'Insecte nage, elles forment sur le corps un plastron argenté brillant. Grâce à ses réserves, l'Insecte peut rester immergé plus ou moins longtemps ; un dytique, en trois à quatre minutes de plongée, voit sa réserve sous-élytrale passer de 19,5 % d'oxygène à 1 %.

Un mécanisme physique de diffusion augmente les possibilités de durée de la plongée : quand la pression partielle de l'oxygène diminue dans la réserve d'air, l'équilibre est en partie rétabli par la diffusion de l'oxygène dissous dans l'eau vers l'intérieur de la réserve, alors que l'azote de l'eau ne diffuse que bien plus lentement. Les réserves d'air interviennent en outre en allégeant le poids spécifique de l'Insecte et en lui permettant ainsi de gagner plus facilement la surface.

Chez les Coléoptères du genre *Elmis* et chez la punaise *Apheilocheirus,* des poils hydrofuges recourbés à l'extrémité limitent une couche d'air fortement retenue,



I. Bucciarelli



P. Castano

◀ *A gauche, un* **Gerris** *qualifié de « patineur de surface ». La locomotion chez ces* **Insectes** *met en jeu un phénomène de tension superficielle. A droite, larves de* **Diptères** *aquatiques.*

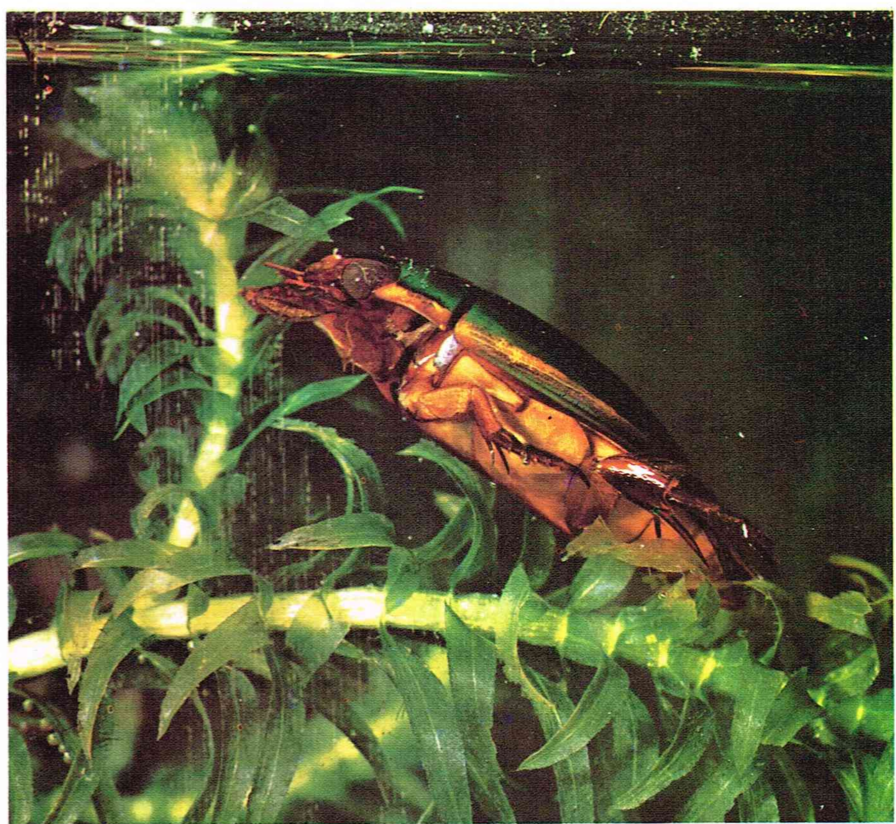
qui constitue un plastron. Celui-ci facilite la diffusion gazeuse, et les Insectes n'ont donc plus besoin de venir en surface faire le plein. Chez les Chrysomélides du genre *Haemonia,* ce sont les bulles d'oxygène libérées par les Végétaux chlorophylliens qui servent de provision d'air. Les stigmates abdominaux du huitième segment se sont transformés à cet effet en un éperon creux que l'Insecte plante dans les lacunes aérifères des plantes aquatiques.

La locomotion, chez les Insectes aquatiques de pleine eau, se fait grâce à la nage. Un cas particulier est celui des formes de surface, comme les *Gerris, Hydrometra* et *Velia,* que l'on qualifie de « patineurs de surface ». Pour flotter ces Animaux n'utilisent pas la poussée d'Archimède, qui fait flotter les corps moins denses que l'eau, mais un phénomène physique différent : la tension superficielle. Pour permettre de comprendre ce dont il s'agit, on peut dire qu'à l'échelle du millimètre ou du centimètre, qui est celle des Insectes, la surface de l'eau est assimilable à une membrane tendue, d'où le nom de tension superficielle. Lorsqu'un objet non mouillable s'appuie sur la surface de l'eau, une force verticale dirigée de bas en haut tend à soulever cet objet et donc à s'opposer à son immersion ; si cette force est supérieure au poids du corps, l'objet flotte. Étant donné que les tensions superficielles correspondent toujours à des forces très faibles, seuls les Insectes de petite taille sont capables de marcher sur les eaux. Chez les *Velia*, qui ne mesurent environ qu'un centimètre, ce sont les extrémités des tarses antérieurs et postérieurs qui reposent sur l'eau ; chez les *Gerris,* qui atteignent 4 cm, la surface non mouillable en contact avec l'eau doit être plus grande pour augmenter la tension superficielle ; dans ce cas, tout le tibia et tout le tarse des pattes postérieures reposent sur l'eau. Les patineurs de surface reposent sur l'eau par les pattes antérieures et postérieures ; les pattes intermédiaires ne servent pas à la flottaison mais fonctionnent comme des rames et assurent le déplacement. Cette adaptation se rencontre chez des espèces aussi diverses que *Velia, Gerris* et *Hydrometra* (Hémiptères), *Hydrophorus* (Diptère Dolichopodide) et *Acrophylax* (Trichoptère). Les Insectes de petite taille, comme les Collemboles du genre *Anurida,* reposent sur l'eau par l'extrémité des griffes de leurs six pattes : ils font « des pointes ».

Un cas curieux est celui des Coléoptères du genre *Stenus,* qui vivent dans les lieux humides et peuvent tomber à l'eau à la suite d'un coup de vent ; ils flottent alors à la surface et s'échappent généralement lentement en marchant sur l'eau. Mais si un danger les menace, ils peuvent, à l'aide de glandes sécrétrices qui se trouvent à l'extrémité de l'abdomen, rejeter un produit qui abaisse la tension superficielle de l'eau. Ils se trouvent alors projetés vers l'avant, comme si la surface de l'eau se contractait en les tirant. La vitesse de fuite ainsi obtenue peut être élevée : 15 mètres sont parcourus à une vitesse de 40 à 75 cm/s, soit un maximum de 2,7 km/h.

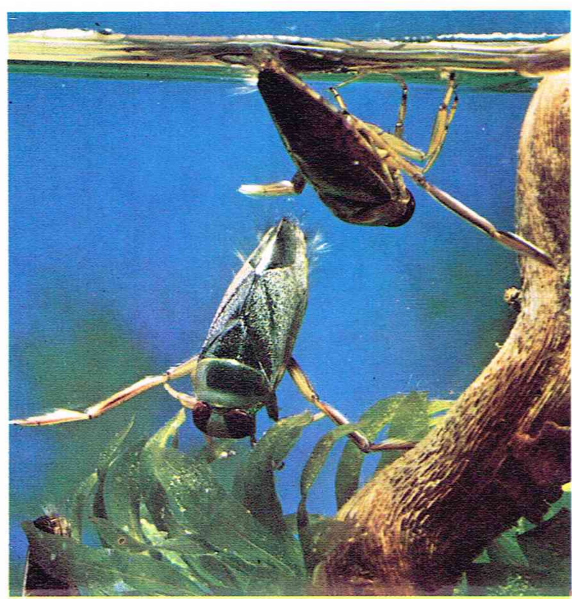
Le *courant* joue un grand rôle dans la biologie des Insectes aquatiques. Les eaux très lentes ont une vitesse inférieure à 10 cm/s ; les eaux très rapides des torrents de montagne ont une vitesse supérieure à 100 cm/s. Mais les vitesses sont très inégalement réparties dans un cours d'eau ; par exemple, il existe au voisinage du fond une zone plus calme dans laquelle beaucoup d'organismes peuvent trouver refuge. Les exigences des Insectes aquatiques en ce qui concerne les courants sont très variables. On qualifie de *rhéophiles* les espèces qui recherchent les eaux rapides et peuvent résister aux courants grâce à des dispositifs variés ; ainsi les larves des Diptères Blépharocérides ont le corps aplati et possèdent six ventouses abdominales qui leur permettent d'adhérer fortement aux cailloux du fond. Les larves des simulies ont également besoin de courants rapides ; elles ont l'abdomen terminé par une couronne de crochets servant à l'amarrage ; elles sécrètent, en outre, grâce à des glandes situées sous la bouche, des fils de soie qui sont collés aux rochers.

▼ *Mâle de* **Dytiscus marginatus** *; ce Coléoptère aquatique respire l'air atmosphérique en remontant, de temps en temps, à la surface de l'eau.*



P. Castano

▶ *A gauche,* **Notonecta glauca** *est un Insecte aquatique appartenant au necton lacustre; à droite, le perce-oreille* **Labidura riparia** *est un habitant fréquent des sables des plages et des rives des cours d'eau.*



A. Margiocco



C. Bevilacqua

Dans une rivière de Corse, les larves de simulies et de Blépharocérides forment 3 % de la faune du fond lorsque la vitesse du courant est de 50 à 80 cm/s et 96 % de la faune lorsqu'elle atteint 160 cm/s.

Les larves d'éphémères, adaptées à la vie dans les torrents, nagent peu; elles marchent sur le fond ou deviennent même fouisseuses; chez certaines, les branchies se transforment en ventouses adhésives. Dans les eaux courantes, les Animaux qui vivent sur le fond peuvent parfois lâcher prise et se trouver entraînés plus ou moins en aval. Ce phénomène est connu sous le nom de *dérive.* Il s'observe chez beaucoup d'Invertébrés et, dans le cas des Insectes, chez les larves d'éphémères du genre *Baetis,* chez les larves de simulies, et chez d'autres encore.

Beaucoup d'Insectes aquatiques ont une activité nocturne et ne se mettent en mouvement que lorsque l'éclairement est devenu très faible. C'est pourquoi, la dérive est surtout importante la nuit, lorsque les Animaux quittent leurs refuges sous les pierres, comme on peut s'en rendre compte en tendant des filets fins en travers d'un torrent. On peut se demander comment la partie amont des torrents ne se trouve pas progressivement dépeuplée, car la dérive peut emporter des quantités impressionnantes d'Animaux lors des crues. Plusieurs auteurs pensent que les Insectes adultes ont tendance à remonter au vol le cours des rivières, avant de pondre dans les zones hautes, ce qui permet de reconstituer la faune.

L'inféodation de certains Insectes à des eaux courantes est si poussée que la présence de ces eaux suffit à permettre leur installation. Le cas s'est produit en Afrique, en Haute-Volta, où de nombreux barrages ont été construits afin de créer des réserves d'eau. Ces barrages ont favorisé la pullulation des larves de *Simulium damnosum,* au niveau de leurs déversoirs. Ce Diptère est le vecteur d'une filaire responsable de l'onchocercose humaine, maladie qui peut rendre aveugle la presque totalité de la population dans certaines régions. Il a donc fallu éliminer les déversoirs habituels en « marches d'escalier » et rechercher des types de barrages dans lesquels le mode d'écoulement de l'eau ne permette pas l'installation des simulies.

Si la mer n'a guère été colonisée par les Insectes, les terrains salés et les plages littorales hébergent une faune riche, très caractéristique. Les espèces qui recherchent les terrains salés sont appelées *halophiles;* on les trouve aussi bien au bord de la mer que dans l'intérieur, près des affleurements de sel ou des sources salées. Quant aux espèces qui recherchent le sable, ce sont des *psammophiles,* qui peuvent vivre aussi bien au bord de la mer dans les dunes que dans les déserts ou même dans les zones sableuses de l'intérieur de notre pays.

Les Insectes halophiles

Les Insectes halophiles se rencontrent surtout dans les étendues d'argile et de vase salée qui retiennent une certaine quantité d'eau. De nombreux Coléoptères courent sur le sol, les plus caractéristiques et les plus abondants étant des Carabiques des genres *Dyschirius* et *Pogonus,* la cicindèle *Cicindela circumdata* et le minuscule *Tachys scutellaris,* qui sont des prédateurs et tous hautement halophiles. Sur ces vases salées, vivent des Staphylinides du genre *Bledius* et des Hydraenides du genre *Ochthebius* qui mangent des Algues microscopiques.

Une catégorie très curieuse est celle des Insectes inféodés au bois mort échoué sur la plage, ayant longtemps flotté en mer et imprégné de sel. On trouve dans ces morceaux de bois des larves de Scarabéides, comme *Callicnemis latreillei* sur la côte des Landes; des charançons du groupe des Cossonides se rencontrent sur presque toutes les côtes, ainsi qu'un Œdéméride comme *Nacerda melanura.*

Beaucoup d'halophiles sont des fouisseurs, c'est le cas des *Bledius,* qui creusent des terriers dans lesquels des prédateurs, les *Dyschirius,* les poursuivent. Si dans les sols salés les Insectes sont nombreux en individus, ils sont par contre relativement pauvres en espèces. Lors d'inventaires comparatifs réalisés en Camargue, on a dénombré quatre-vingt-onze espèces d'Insectes dans une zone où la teneur en sel était élevée (plus de 20 %), tandis que dans une région à peine salée on en comptait deux cent quarante-huit.

Les Insectes psammophiles

Beaucoup d'Insectes qui habitent surtout les plages et les dunes littorales remontent assez souvent dans l'intérieur des terres, le long des rives sablonneuses des rivières, ce qui permet de penser qu'il s'agit surtout de psammophiles; tel est le cas du perce-oreille *Labidura riparia.*

On peut se faire une idée de la faune d'une plage en parcourant les dunes du littoral entre la Camargue et Sète. Sur la partie de la plage la plus proche de la mer, là où la végétation ne s'est pas encore installée, les Insectes les plus caractéristiques sont les cicindèles (avec, en particulier, *Cicindela trisignata*) et le perce-oreille *Labidura riparia.* Les cicindèles courent et chassent activement en plein soleil : ce sont des carnivores qui mangent des petites proies comme les puces de mer; au contraire, les perce-oreille se cachent sous les débris ou se creusent un terrier qu'ils ne quittent pour chasser que la nuit.

Des amas de débris végétaux, rejetés par la mer et appelés « laisses de mer » s'accumulent parfois en abondance sur la plage. Ils servent d'abri à une foule d'Insectes, tels que des Diptères dont les larves mangent des Végétaux en décomposition, des Hyménoptères parasites de ces Diptères, et des Coléoptères. On trouve aussi sous ces « laisses » deux Carabiques remarquables : le grand scarite, tout noir, dont la taille atteint 4 cm, et *Nebria complanata,* aux élytres fauve clair plus ou moins tachés de noir. Ces deux Coléoptères sont nocturnes, comme beaucoup d'autres habitants de la plage qui se réfugient dans la profondeur du sable aux heures chaudes de la journée. On peut recueillir ces Insectes nocturnes en tamisant le

sable au pied des Végétaux; on récolte alors plusieurs Ténébrionides, comme des *Phaleria,* des *Halammobia,* des *Trachyscelis* et plusieurs espèces de charançons. Çà et là, des larves de fourmilions vivent également enfouies dans le sable; elles appartiennent à des espèces qui ne creusent pas d'entonnoirs.

La vie n'est cependant pas absente à la surface de la dune, même dans la journée : on peut voir circuler des Ténébrionides noirs de grande taille, comme des *Pimelia,* des *Tentyria,* des *Scaurus* et des *Opatrum ;* ces Ténébrionides sont de plus en plus riches en espèces au fur et à mesure que l'on descend vers le sud; en effet, il est possible d'en trouver quatre fois plus sur les plages de la Crète que sur celles du littoral méditerranéen français. *Scarabaeus semipunctatus,* espèce voisine du scarabée sacré, est encore commun dans certains endroits du littoral du Roussillon, là où existent encore des élevages de chevaux. On peut y voir cette espèce volumineuse rouler activement ses pilules de bouse aux heures chaudes de la journée; sabulicole strict, cet Insecte ne s'éloigne guère des sables littoraux.

On peut se demander pourquoi certains Insectes sont localisés aux sols salés. Est-ce par un besoin de chlorure de sodium? Il ne semble pas que cette explication soit la bonne; en tout cas, aucune expérience n'a pu mettre en évidence un besoin plus grand en sel chez les halophiles que chez les autres Insectes. Peut-être ces Insectes sont-ils repoussés vers ces milieux ingrats par les espèces plus compétitives. Cette explication est vraisemblable, d'autant plus qu'elle a été vérifiée dans le cas de certains Végétaux localisés à des sols salés mais pouvant fort bien être cultivés en l'absence de sel. Il y a là un phénomène appelé *compétition interspécifique,* les espèces les mieux armées dans la lutte pour la vie éliminant celles qui sont plus faibles.

On sait mieux pourquoi certains Insectes recherchent les sols sableux. La taille des grains de sable, dont la mesure s'appelle la granulométrie, joue un rôle important, car le fouissement est plus ou moins facile, selon que les grains sont plus ou moins gros. Il y a souvent une préférence pour une granulométrie déterminée. Ainsi, le Carabique *Harpalus serripes* est relativement indifférent à la taille des particules du sol, tandis que l'espèce voisine *Harpalus rufitarsis* recherche les sols à grains fins et évite les zones à sables grossiers.

Tous ces Insectes psammophiles présentent des caractéristiques écologiques et morphologiques remarquables. La dépigmentation, c'est-à-dire la décoloration des téguments, est fréquente surtout chez les espèces à activité nocturne, alors que les espèces actives dans la journée conservent leur couleur noire. Les Insectes psammophiles sont capables de fouir le sol avec rapidité. Ils possèdent souvent des pattes antérieures élargies, aplaties, modifiées en des sortes de pelles permettant le creusement et leur corps est fréquemment recouvert de poils raides et nombreux.

Les Insectes des déserts

On trouve, dans les déserts, de grandes étendues de sable qui sont peuplées par une faune ayant certaines caractéristiques communes avec celle des sables des plages littorales. Un inventaire effectué au Sahara, mais qui est valable pour les autres déserts, montre que ce sont les Coléoptères Ténébrionides qui dominent dans les zones arides ; viennent ensuite des Scarabéides et des Histérides. Dans les autres ordres, il faut mentionner comme très caractéristiques les mantes du genre *Eremiaphila,* la fourmi *Cataglyphis bombycina,* un certain nombre de fourmilions et quelques punaises de la famille des Cydnides en particulier.

Les caractéristiques écologiques de la faune des grands déserts chauds sont remarquables. Les espèces qui habitent les couches superficielles du sable totalement privées d'eau sont dites *xérophiles ;* elles montrent une résistance remarquable à un jeûne prolongé (ce qui s'explique par la rareté de la nourriture) et à la dessiccation; dans des conditions identiques, la perte de poids due à la transpiration est toujours bien inférieure à celles des Insectes des zones non désertiques.

Il règne dans les déserts chauds des températures élevées pouvant dépasser 50 °C; on a même pu y enregistrer avec certitude une température de 78 °C. Or, les Insectes des déserts, à quelques rares exceptions près, ne peuvent pas supporter ces températures. Ils doivent donc trouver des moyens pour les éviter. Le plus efficace est l'enfouissement, qui leur permet, en s'enterrant, de trouver une température plus clémente en profondeur. Cette obligation de s'enfouir a de profondes conséquences sur la morphologie de beaucoup d'espèces. Les organes les plus modifiés sont les pattes, dont les tibias sont transformés en véritables pelles à remuer le sable; elles sont élargies, garnies de dents, d'épines et de nombreuses soies raides. Dans d'autres cas, en particulier chez d'extraordinaires Ténébrionides du désert de Namib, comme *Pachynotelus machadoi,* on assiste à un allongement des tarses, qui sont garnis, en dessous, de longues franges de cils raides, ce qui permet à ces Insectes de se soulever de plusieurs millimètres au-dessus du sol et d'éviter ainsi le contact avec le sable surchauffé, la température étant moins élevée dès que l'on se trouve seulement à une faible distance du sol.

On sait que la couleur noire absorbe les rayonnements solaires, alors que le blanc ne les absorbe que très peu. L'acquisition de la couleur blanche, exceptionnelle chez les Coléoptères, s'est faite chez plusieurs espèces des déserts et elle atteint son maximum chez les Ténébrionides du désert de Namib comme *Onymacris bicolor* et *Stenocara eburnea,* qui ont la tête et le prothorax noirs mais les élytres d'un blanc éclatant.

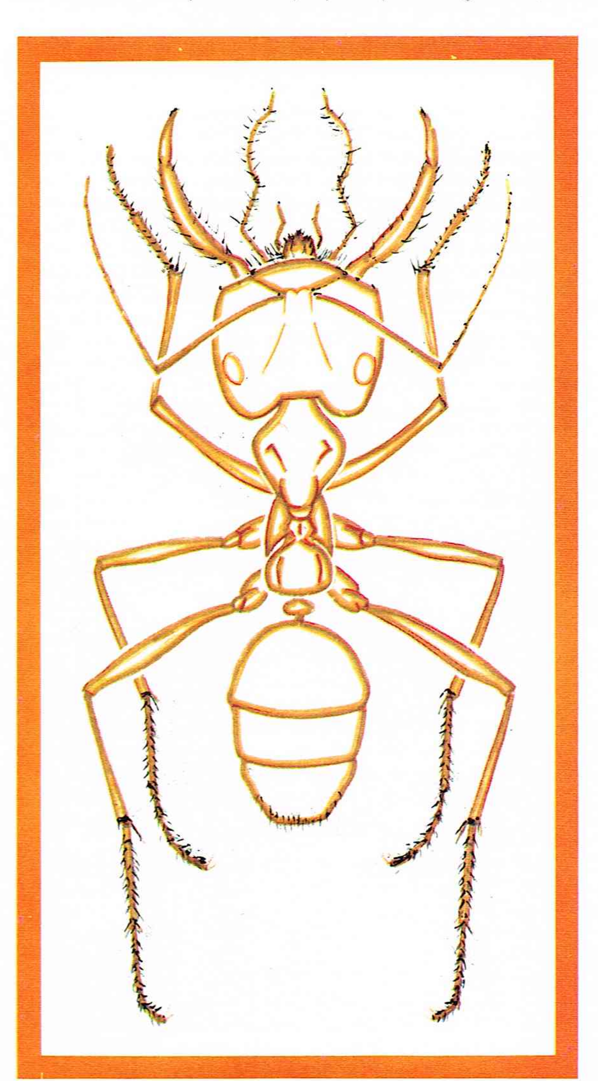
Mentionnons encore, toujours parmi les Ténébrionides, le grand développement des élytres; entre eux et l'abdomen se trouve une chambre sous-élytrale dans laquelle s'ouvrent les stigmates, et qui ne communique avec l'extérieur que par des ouvertures très réduites. Dans cette cavité, le microclimat est sans doute différent de celui du sable, ce qui évite les pertes d'eau par évaporation.

Chez les termites qui vivent dans les régions tropicales et doivent lutter contre une trop grande élévation de la température de leur nid, une méthode originale de climatisation est parfois employée : par des galeries, ces



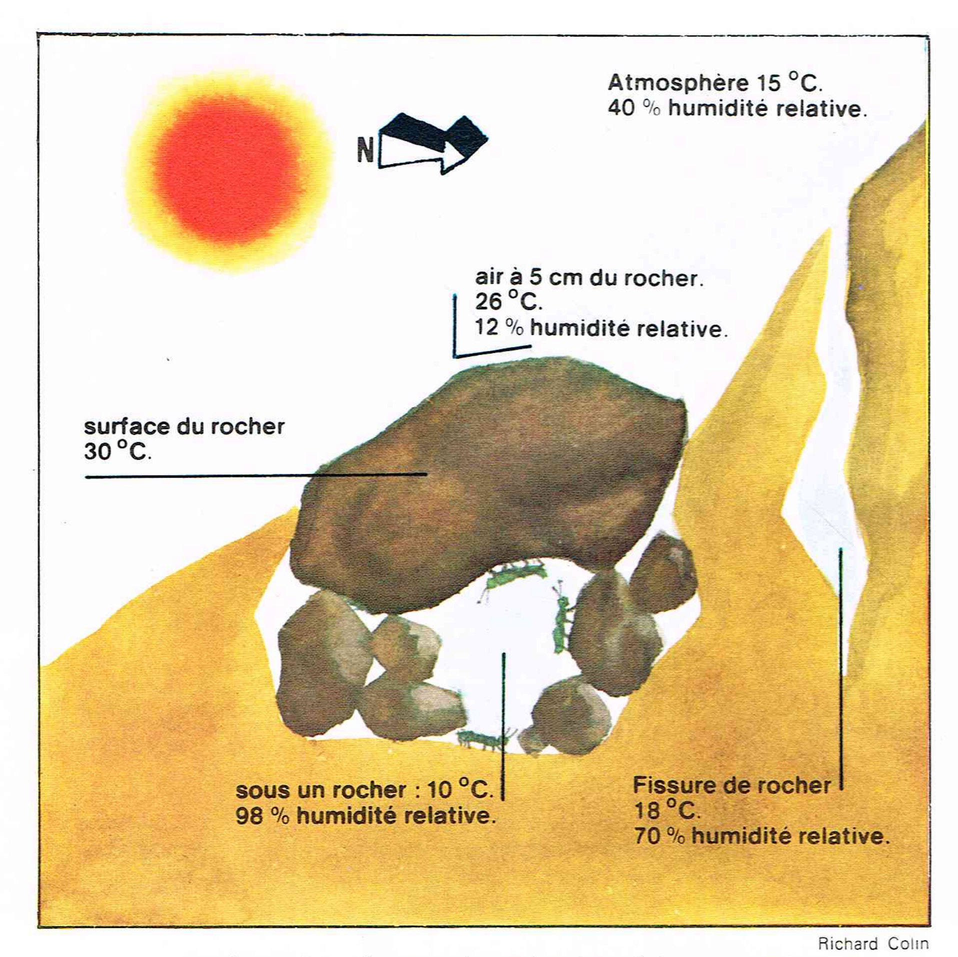
Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▲ *Le Ténébrionide* **Pimelia rugulosa ;** *les* **Pimelia** *sont des Insectes bien représentés dans la faune des déserts.*



G. Hodebert

◀ *La fourmi* **Cataglyphis bombycina,** *très résistante aux températures élevées, est remarquablement adaptée à la vie dans les sables du Sahara.*



Richard Colin

C. Bevilacqua

▲ *A gauche, exemples de microclimats utilisés par les Insectes en montagne : Himalaya vers 3 000 m. Les Insectes se réfugient sous les pierres où les conditions de vie sont les plus clémentes ; à droite, le Dermaptère* Anechura bipunctata, *bien reconnaissable à ses cerques incurvés en S, est un hôte caractéristique des montagnes de l'arc alpin.*

Insectes descendent jusqu'à la nappe aquifère, qui peut se trouver à plus de 10 mètres de profondeur, et ils en remontent des gouttes d'eau entre leurs pièces buccales ; ils en imbibent ensuite les parois de la termitière et l'évaporation de cette eau abaisse la température. Les fourmis *Acantholepis frauenfeldi* font appel aux propriétés hygroscopiques du chlorure de sodium pour humidifier les parties les plus sèches de leur nid. Elles apportent, quand elles en trouvent à proximité dans des terrains salés, des boulettes de sel, qui vont absorber la vapeur d'eau de l'atmosphère dès que l'humidité relative dépassera 75 %.

La fourmi *Cataglyphis bombycina* est remarquablement adaptée aux sables du Sahara. Sa résistance aux températures élevées est peut-être due au fait qu'elle possède sur son tégument des écailles argentées qui réfléchissent le rayonnement solaire. Les ouvriers portent à la face ventrale de la tête, un peu en arrière de la bouche, des poils raides qui constituent une sorte de râteau, ou *psammophore,* leur permettant de transporter le sable et de maintenir ainsi en état leurs galeries souterraines. Les mandibules très grandes, aussi longues que la tête chez les soldats, interviennent également dans le fouissement et le transport du sable.

Au Sahara, l'apparition des Insectes se fait au cours de la période de l'année la plus favorable pour eux ; cette période varie selon les zones. Dans la partie tempérée du Nord, c'est au cours de la saison chaude qu'ils font leur apparition, mais dans la zone tropicale du Sud, c'est à la saison froide ou pendant la petite saison chaude ; la période de latence, durant laquelle peu d'espèces sont visibles à l'état adulte, se situe à la grande saison chaude.

Les Insectes de la haute montagne

Alors que les Insectes des déserts sont surtout adaptés à la sécheresse, ceux de la haute montagne doivent avant tout résister au froid.

Dans toutes les montagnes suffisamment élevées, on distingue un étage alpin, situé au-dessus de la limite des arbres, où la végétation se réduit à des espèces herbacées et à de petits arbrisseaux, et un étage nival, où la végétation est presque totalement absente, à l'exception de rares Lichens qui arrivent à subsister sur les surfaces rocheuses non recouvertes par la neige ou la glace. Les limites de ces étages varient avec la latitude. En France, dans les Pyrénées, l'étage alpin commence vers 2 400 m et l'étage nival vers 3 000 m d'altitude ; dans l'Himalaya, la limite des neiges éternelles varie entre 4 000 et 5 000 m ; dans le massif du Kilimandjaro en Afrique orientale, la forêt monte jusqu'à 4 000 m et la zone nivale ne commence guère qu'à 5 000 m.

Les Coléoptères sont les Insectes les mieux représentés en montagne, aussi bien dans la chaîne alpine que dans



C. Bevilacqua

▶ *Les Parnassides, ici un Lépidoptère du genre* Parnassius, *sont fort bien représentés dans la zone alpine.*

l'Himalaya ou la cordillère des Andes; près de la moitié des espèces de la zone alpine appartient à cet ordre; ce sont surtout des Carabiques et des Staphylinides. Les Lépidoptères sont des Papilionides, des Parnassides et des Satyrides. Les Diptères sont également bien représentés et certaines espèces dépassent 6 000 m : ce sont des Tipulides, des Blépharocérides, des Empidides et des Chironomides. Les Collemboles, moins riches en espèces mais nombreux en individus, dominent dans les hautes régions de l'Himalaya, où on les trouve jusqu'à 6 300 m. Les Insectes qui arrivent à subsister dans l'Himalaya au-dessus de 6 000 m sont des Collemboles et des Machilides qui se nourrissent des débris végétaux apportés par le vent; ces espèces détritivores servent de proies à des carnassiers, plus particulièrement à des Coléoptères Carabiques et à des Araignées.

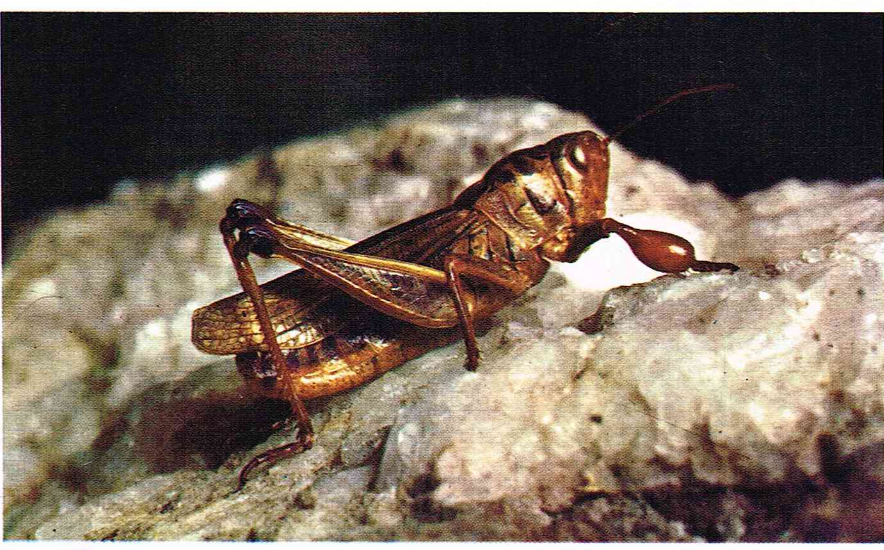
Dans les Alpes, on peut trouver des Insectes à plus de 3 000 m. Les Collemboles y sont représentés par la « puce des glaciers », *Isotomurus saltans*. Mais c'est dans l'étage alpin que la faune est la plus riche. Les espèces *nivicoles* se rencontrent l'été au voisinage des névés; les Coléoptères de la famille des Carabiques et les staphylins sont abondants.

Il faut signaler que plusieurs genres d'Insectes présentent des espèces endémiques étroitement localisées à un massif montagneux déterminé. C'est le cas des *Nebria*, des *Trechus*, des *Haptoderus* et de divers carabes. Parmi les papillons, les *Erebia* et les *Parnassius* sont abondants.

Beaucoup d'Insectes de la haute montagne sont de teinte plus foncée que leurs proches parents des plaines. Ce phénomène de *mélanisme* est difficile à expliquer; il semblerait dû à la grande humidité. Quant à l'aptérisme fréquent chez les Coléoptères, il est considéré comme une adaptation aux vents violents; il permet aux Insectes de ne pas être entraînés hors de leur habitat. On retrouve cette particularité chez beaucoup d'Insectes vivant dans les îles où soufflent également des vents violents.

La faune de haute montagne ne supporte pas les grandes variations de température. Elle est composée d'espèces dites *sténothermes froides*, adaptées à des températures voisines de 0 °C, parfois même inférieures. Dans l'Himalaya, plusieurs espèces de Collemboles et de Diptères Chironomides du genre *Chiona* ont une vie active entre 0 °C et — 10 °C; elles sont très sensibles à l'augmentation de température et sont tuées en quelques minutes par la chaleur dégagée par la main de l'homme. L'Orthoptère *Aeropedellus variegatus* a besoin au mois de juillet d'une température moyenne comprise entre 6 et 8 °C, ce qui explique sa localisation dans les Alpes françaises à quelques rares stations d'altitude supérieure à 2 500 m. Une espèce plus commune, *Aeropus sibiricus*, recherche des stations où la température est comprise entre 7 et 14 °C en juillet, ce qui lui permet de descendre vers 2 000 m. Des conditions thermiques analogues se rencontrent dans le nord de l'Europe, en Scandinavie. On y rencontre plusieurs dizaines d'espèces qualifiées de *boréo-alpines*, qui habitent à basse altitude (dans les régions méridionales, elles sont localisées aux sommets des montagnes, comme les Alpes, les Pyrénées, les Carpathes, et les Appennins). Ce sont toutes des sténothermes froides témoins vers le sud de l'extension des glaciations quaternaires. A cette époque, le long du front glaciaire, habitaient de nombreuses espèces sténothermes froides, qui ont eu ainsi la possibilité de migrer vers le sud. Lors du réchauffement du climat, ces espèces ont suivi vers le nord le recul des glaciers, mais certains individus restés sur place se sont réfugiés en altitude. C'est à ce groupe d'espèces boréo-alpines qu'appartiennent le papillon *Colias palaeno*, localisé en plaine dans le nord de l'Europe, là où la température moyenne de janvier ne dépasse pas — 2 °C, et que l'on retrouve en altitude dans le Massif central, les Alpes, les Carpathes, le Jura et les monts de Bohême, ainsi que les Coléoptères *Amara erratica* et *Hypnoidus hyperboreus*, et l'Orthoptère *Aeropus sibiricus*, etc.

L'attention des entomologistes a été récemment attirée par la présence d'Insectes localisés en haute altitude, dans la zone nivale, là où les rochers émergent de la couverture de glace et de neige. On a ainsi trouvé, dans les Alpes, des charançons et des staphylins, appartenant à des espèces et même à des genres endémiques, vivant dans le sol parmi les racines des rares Végétaux comme la renoncule des glaciers, qui peut pousser jusqu'à 4 200 m.



C. Bevilacqua

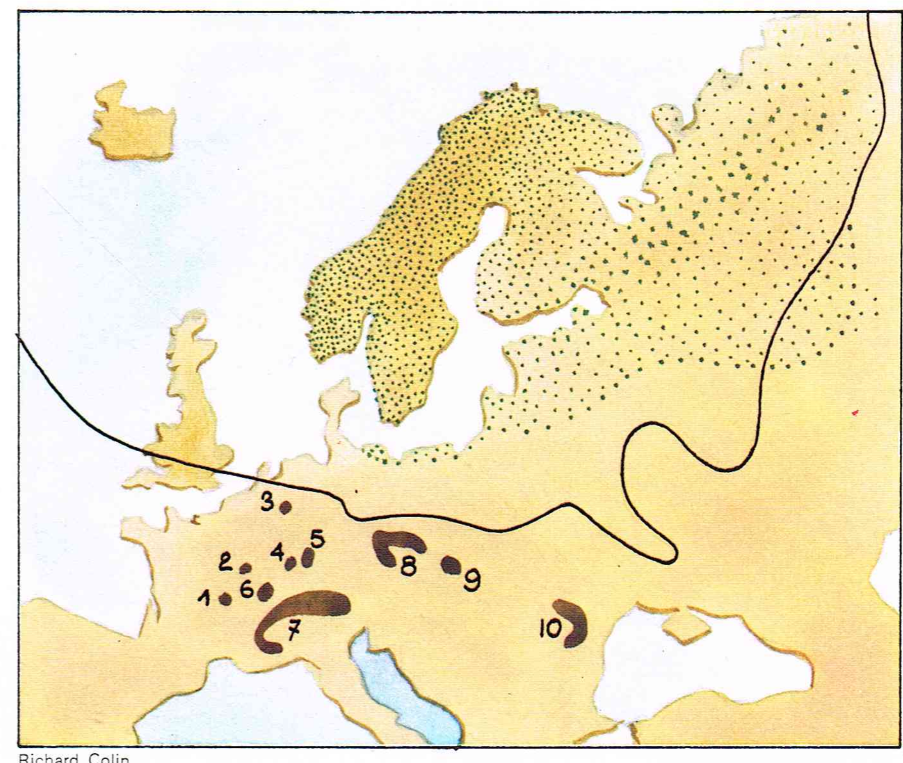
▲ ***Un Orthoptère boréo-alpin,* Gomphocerus sibiricus, *dont on remarquera les tibias antérieurs renflés. Cette espèce est commune en montagne au-dessus de 2 000 m.***

Ces Insectes semblent bien être les descendants d'espèces datant de l'ère quaternaire et qui vivaient dans des zones non recouvertes par la glace; ces zones devaient être analogues à celles que l'on voit émerger de nos jours au-dessus de la calotte glaciaire du Groenland et que l'on appelle des nunataks. Ainsi, la vie aurait pu subsister çà et là en certains points des régions recouvertes par les glaciers quaternaires.

Les dures conditions climatiques de la haute montagne se retrouvent dans la région antarctique, où quelques rares Diptères comme *Belgica antarctica* et aussi des Collemboles arrivent à survivre. Ce n'est pas un Insecte mais un Arachnide, l'Acarien Oribate *Maudheimia wilsoni*, qui semble détenir le record de résistance au froid; il a été récolté sous les pierres du continent antarctique.

Les Insectes du sol

Le sol constitue un milieu où les variations de température et d'humidité sont très faibles par rapport à celles que l'on peut mesurer dans le milieu aérien. Pour cette raison, le sol est un véritable réservoir de formes animales primitives qui, apparues sur terre il y a fort longtemps, se sont réfugiées sous terre pour échapper aux variations climatiques qu'elles n'auraient pu supporter.



Richard Colin

▼ ***Répartition du papillon* Colias palaeno, *du groupe des espèces boréo-alpines. En pointillé, zone où l'espèce est présente dans le nord de l'Europe. Sont en outre indiquées les stations de montagnes : 1, Mont-Dore; 2, Morvan; 3, Baraque Michel; 4, Hautes-Vosges; 5, Forêt-Noire; 6, Jura; 7, Alpes; 8, Bohême; 9, Tatra; 10, Carpathes; Trait plein, limite d'extension de la calotte glaciaire quaternaire.***



I. Bucciarelli



I. Bucciarelli

▲ *En haut,* **Agriotes lineatus,** *en bas,* **Cantharis livida** *appartiennent à la catégorie des Insectes actifs dans le sol, mais seulement à un stade de leur développement.*

De très nombreux êtres vivants habitent le sol. En ce qui concerne les Insectes on peut y distinguer trois catégories. La première comprend ceux qui y passent une phase d'inactivité : ce sont, par exemple, les chenilles de papillons qui s'y enterrent pour y passer le stade chrysalide, sans se nourrir, ou certains Coléoptères comme les Scarabéides du genre *Rhizotrogus*, qui volent activement le jour et y séjournent seulement la nuit, ou encore divers Ténébrionides qui s'enterrent la journée pour fuir la grande chaleur. La deuxième catégorie est constituée par les Animaux actifs dans le sol, mais seulement à un stade de leur développement : beaucoup de Diptères, de Coléoptères floricoles à l'état adulte, comme les *Cantharis*, sont dans ce cas ; il en est de même des larves de hannetons et d'Élatérides du genre *Agriotes*. Enfin, la troisième catégorie comprend les véritables habitants du sol, ceux qui y vivent en permanence et y sont actifs. Cette classification, logique et justifiée pour le zoologiste qui entreprend l'étude des innombrables espèces du sol et de leurs adaptations, est plus discutable pour l'écologiste, car les espèces qui ne passent qu'une partie de leur vie dans le sol y jouent parfois un rôle important, ne serait-ce qu'en raison de leur abondance.

Qu'est-ce que le sol ? C'est la couche supérieure de l'écorce terrestre, constituée de fragments de roches brisées et remaniées chimiquement sous l'action du climat, des Végétaux et des Animaux. La limite n'est pas facile à tracer entre le sol et les milieux voisins car les relations entre ceux-ci sont nombreuses et sans discontinuités bien marquées.

La partie supérieure du sol ou horizon superficiel correspond à la litière, constituée par l'accumulation de débris végétaux qui se décomposent lentement. C'est le domaine de très nombreux Insectes qui ne s'enfoncent guère dans les couches profondes, et, en particulier, des espèces de taille relativement grande, comme les carabes, les staphylins, les charançons, les larves de Diptères, etc. Les Collemboles et autres Aptérygotes y sont également fort nombreux. Cette couche superficielle, directement soumise aux influences climatiques, connaît des variations de température et d'hygrométrie encore marquées.

Les horizons profonds, variables suivant les types de sols, sont les lieux de transformation des débris végétaux en humus. Les conditions de vie y sont beaucoup plus stables ; en particulier, l'humidité est toujours élevée, supérieure à 75 % et pratiquement égale à 100 % à partir de 10 cm de profondeur ; la teneur en gaz carbonique est plus élevée que celle de l'atmosphère, surtout au printemps et en automne en raison des phénomènes de respiration des êtres vivants et de la décomposition des matières organiques. On constate que les Animaux de couches profondes résistent mieux au gaz carbonique que ceux des couches superficielles ; certains, tels que les larves de hannetons ou d'Élatérides du genre *Agriotes*, sont attirés par celui que produisent les racines dont ils se nourrissent. Sauf rares exceptions, les couches profondes du sol sont le domaine des Insectes de petite taille, la plupart ne dépassant pas 5 mm et beaucoup n'atteignant pas le millimètre. Presque tous sont plus petits que leurs proches parents ne vivant pas dans le sol, ce qui leur permet de se faufiler dans les interstices, les fissures et les galeries des vers de terre ou des racines mortes. Au fur et à mesure que l'on s'enfonce dans le sol, la teneur en humus et en matières organiques diminue et la roche mère, qui apparaît peu à peu, marque la fin du sol proprement dit. Dans certaines régions, comme les terres noires ou tchernozioms du sud de la Russie, le sol peut atteindre plus d'un mètre d'épaisseur.

Les couches riches en humus et en matières organiques sont occupées par des espèces dites *humicoles* ; les couches profondes pénétrées par les racines des Végétaux et pauvres en matières organiques sont le domaine des *endogés*. Il est évident que la limite entre ces deux domaines n'est pas tranchée d'une façon absolue. Les humicoles peuvent s'aventurer dans le milieu endogé, alors que le contraire est rare, sauf dans certaines circonstances, par exemple, lors des grandes pluies.

Parmi les Insectes des couches profondes du sol, il faut signaler en premier les Collemboles, qui dominent très largement en nombre. A titre d'exemple, on a pu évaluer que dans un mètre carré de sol de prairie, il existe environ cinquante mille Collemboles, mais seulement deux cents Diptères et une centaine de Coléoptères ; il faut ajouter à ces Insectes plusieurs dizaines de milliers d'Acariens, un millier de vers de terre et plusieurs millions de Nématodes. Les Collemboles des couches profondes du sol diffèrent de ceux qui vivent dans la litière ou sur les plantes herbacées par un certain nombre de caractères adaptatifs, parmi lesquels on peut citer : la petite taille, inférieure au millimètre, alors que les autres espèces atteignent parfois 5 mm, la forme plus allongée, la dépigmentation plus ou moins marquée, la disposition quasi régulière de la musculature et des segments, ce qui facilite les mouvements de reptation dans les interstices du sol, la réduction et parfois l'absence des yeux, le raccourcissement des appendices, et, enfin, la simplification de la chétotaxie, les espèces de profondeur ayant le corps couvert de poils moins nombreux et plus courts que celles de la surface. Il faut noter, en outre, que le métabolisme est moins intense et que les mouvements sont ralentis.

Les autres ordres d'Aptérygotes, les Protoures, les Diploures et les Thysanoures comprennent aussi des représentants typiques de la faune du sol.

Les Ptérygotes ont une importance moins grande dans le sol que dans les milieux aériens. Les plus remarquables de ceux qui y vivent sont des Coléoptères, parmi lesquels on peut citer des Carabiques, comme *Anillus*, des Staphylinides de la sous-famille des *Leptotyphlinae*, qui compte des centaines d'espèces, toutes étroitement inféodées au sol, de très nombreux Psélaphides, Scydménides, Catopides et Ptilides et enfin quelques représentants des Charançons *(Raymondionymus)*, des Colydides (*Lyreus*, *Langelandia* et *Anommatus*), des Lathridiides *(Metophthalmus)*, etc. La faune du sol comprend aussi





I. Bucciarelli



G.S. Giacomelli

▶ *A gauche, le grand carabe* **Procerus gigas,** *qui atteint 6 cm de long et vit en Europe orientale, est un habitant caractéristique des amas de feuilles mortes des grandes forêts. A droite, les Collemboles, dont une espèce du groupe des Arthropléones est représentée ici, très agrandie, sont des Insectes nombreux dans le sol.*



D. Giussani

◀ *Un autre Insecte du sol,* **Gryllotalpa,** *ou grillon-taupe, est rigoureusement adapté à la vie souterraine, grâce surtout à ses pattes antérieures fouisseuses.*

des Psocoptères aptères, des cochenilles vivant sur les racines des plantes comme les *Orthezia* et des Embioptères. Les fourmis dans les régions tempérées et les termites dans les régions tropicales jouent également un rôle considérable dans le sol. Bien que vivant dans le sol, peu de fourmis montrent des caractères d'adaptation à la vie endogée; cependant, il existe quelques formes remarquables. Les espèces du genre *Solenopsis* sont décolorées et leurs yeux sont réduits; les *Epitrurus* et les *Strumigenys* sont des endogés vrais aveugles.

Il faut préciser que tous les Insectes endogés ne sont pas de petite taille. Il existe dans le sol quelques rares endogés véritables de grande taille. Ainsi, les courtilières ont des yeux réduits et des pattes antérieures fouisseuses; on trouve d'autres Orthoptères du sol encore plus remarquables, comme *Oryctopus prodigiosus*, qui vit en Inde; la femelle est aptère, possède des antennes minuscules, des yeux réduits à quelques ommatidies, un oviscapte rudimentaire et des pattes antérieures transformées en organes de fouissement comme chez les courtilières. Les *Cylindrochaeta*, d'autres Orthoptères d'Australie, ont le corps allongé et cylindrique, les yeux réduits et les pattes antérieures fouisseuses. L'Insecte endogé de grande taille le plus curieux est peut-être un Cérambycide du Brésil, *Hypocephalus armatus*, qui ressemble à une courtilière, ce qui constitue un phénomène de convergence étonnant et en même temps une modification de la morphologie et du mode de vie extraordinaire pour un Insecte de cette famille dont la plupart des représentants à l'état adulte sont floricoles. Parmi les Insectes endogés de grande taille, mentionnons encore les scarites, Coléoptères Carabiques pouvant atteindre 5 cm et qui creusent leurs terriers à l'aide de leurs mandibules.

Les Coléoptères vivant dans le sol ont été très étudiés et montrent des particularités remarquables, notamment une petite taille, un allongement du corps, une réduction ou une disparition totale des yeux, une perte des ailes et une décoloration des téguments. Il est possible que les larves de ces Insectes vivent à une plus grande profondeur que les adultes car, à de rares exceptions près, on ne les a jamais trouvées. Chaque espèce de ces Coléoptères du sol n'occupe, le plus souvent, qu'une aire très limitée, et même une seule station. Cet endémisme strict est lié à la faible mobilité de ces Insectes dépourvus de moyens de déplacement. Les Coléoptères du sol représentent, au moins dans la région méditerranéenne, des espèces reliques issues d'ancêtres qui ont évolué sur place au cours des âges et qui ont résisté aux variations climatiques en s'enfonçant dans le sol. C'est la raison pour laquelle on les considère comme de véritables « fossiles vivants », particularité qu'ils partagent avec les espèces cavernicoles, comme nous le verrons plus loin. Beaucoup de genres sont représentés par un grand nombre d'espèces, souvent très voisines les unes des autres et difficiles à distinguer; ainsi, le genre *Anommatus* comprend soixante-huit espèces, localisées essentiellement en Europe méridionale; dans le seul département du Var, il existe dix espèces de Psélaphides du genre *Mayetia* et vingt-trois espèces de Staphylinides du genre *Entomoculia*.

La plupart des Animaux du sol (80 % d'entre eux) se nourrissent de substances organiques mortes, d'origine animale ou végétale : ce sont des *saprophages*. Les espèces *phytophages* sont rares (environ 10 %) ; elles attaquent les racines des Végétaux et sont plus abondantes dans les sols secs, tels que les sols pauvres en humus des zones arides, où elles peuvent causer de grands dégâts dans les cultures; c'est le cas de nombreux Ténébrionides. Enfin les *prédateurs* (10 % des espèces) sont surtout des Coléoptères comme les Carabiques. Le rôle des Animaux du sol est fondamental dans le maintien de sa fertilité. En effet, les débris végétaux ingérés par les espèces saprophages sont fragmentés en morceaux de plus en plus petits, ce qui facilite grandement l'attaque chimique ultérieure par les Bactéries et la formation de l'humus.

Au sol proprement dit s'ajoutent des annexes qui ont une faune plus ou moins différenciée.

Certaines de ces annexes sont superficielles; ce sont, par exemple, les coussins de Mousses qui hébergent une faune muscicole, ou encore le dessous des pierres qui offre des abris où la faune peut se concentrer pendant les périodes humides. Cette particularité est bien connue des chasseurs d'Insectes qui trouvent de nombreuses espèces sous les pierres. Les troncs d'arbres abattus et plus ou moins décomposés constituent le milieu saproxylique, peuplé par des Insectes du sol qui remontent à la faveur de l'humidité et par des espèces du bois mort. On trouve ainsi mêlés des Coléoptères Psélaphides, Scydménides et Carabiques et des Collemboles de la faune du sol, mais aussi des larves de Lucanides, de Ténébrionides, d'Alléculides et de Cétonides, qui mangent le bois pourri. Dans la forêt tropicale, la remontée de la faune du sol est encore plus spectaculaire. Il existe, en effet, à l'aisselle des grosses branches ou parmi les racines des plantes épiphytes, des amas plus ou moins importants de terreau qui forment des sols suspendus. Ceux-ci sont colonisés par la faune du sol, qui peut remonter jusqu'à 20 ou 30 m de hauteur, d'une part grâce à l'humidité élevée et à la température presque constante qui règnent sous la voûte des grands arbres, et d'autre part en profitant souvent des interstices qui existent sous les écorces et qui lui fournissent des voies de migration.

D'autres annexes du sol sont profondes; ce sont les terriers de Mammifères, les nids de fourmis et de termites et surtout les grottes.

Les Insectes des grottes

Puisque les grottes s'ouvrent dans la profondeur du sol, il est bien évident que des communications ont lieu entre ces deux milieux. D'ailleurs, on a pu montrer que certains cavernicoles dérivent d'espèces endogées. Beaucoup de ces dernières vivent dans les entrées des grottes et la distinction entre endogées et cavernicoles devient alors difficile. C'est le cas dans les Pyrénées pour certains Coléoptères Carabiques des genres *Lianoe* et *Duvalius*.

A. Margiocco



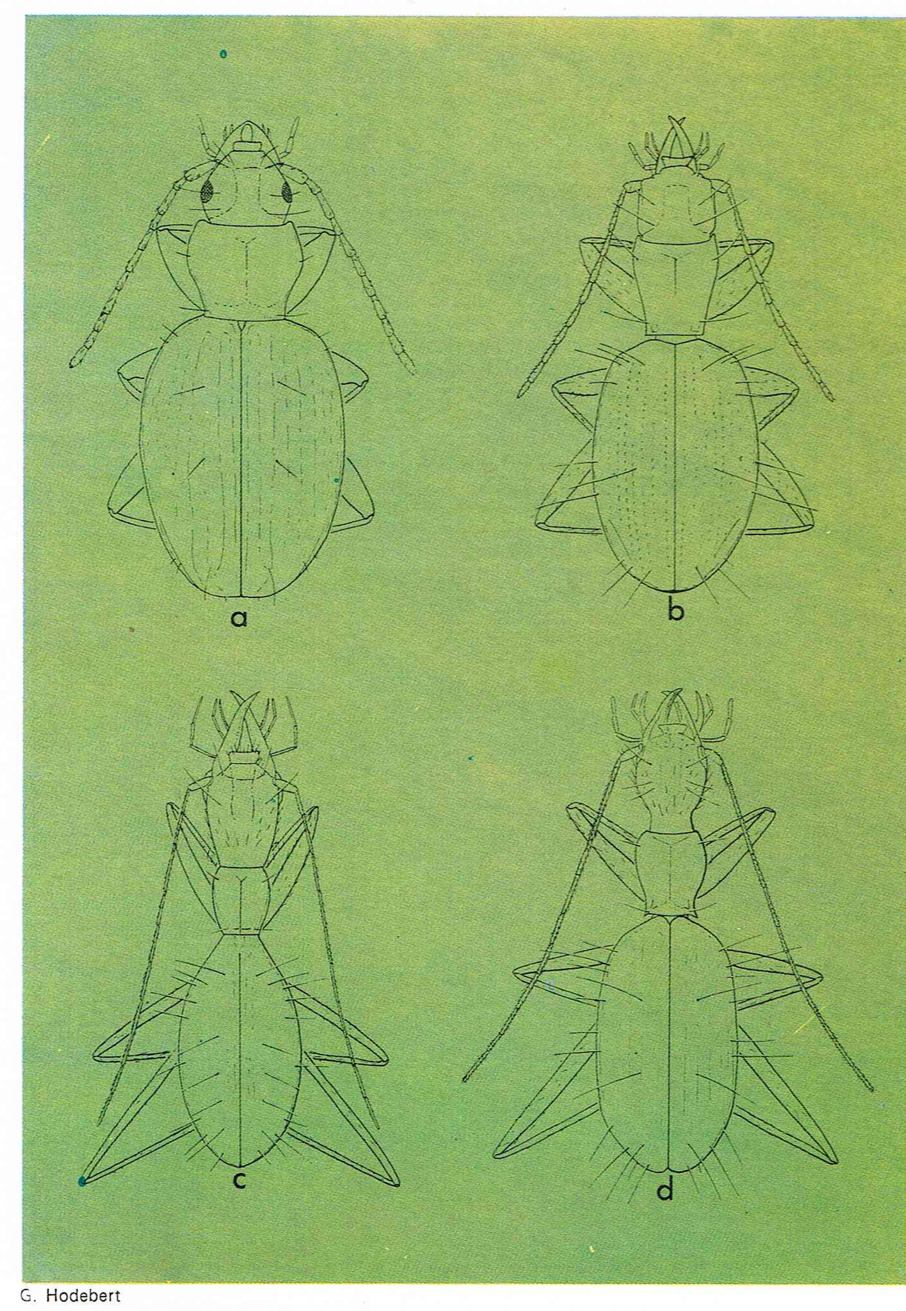
▼ *Un Trechini cavernicole d'Italie,* **Duvalius liguricus,** *espèce aptère et aveugle.*

▶ **Sphodropsis ghilianii**, *Coléoptère Carabidae du groupe des Sphodrini dont beaucoup d'espèces sont des guanobies.*



A. Margiocco

▼ *Évolution, chez les Trechinae, vers la forme cavernicole : a, une espèce épigée,* **Trechus bonvouloiri**; *b, une espèce cavernicole,* **Geotrechus orpheus**, *de la grotte d'Aubert (Pyrénées); les yeux ont disparu mais les appendices sont encore peu allongés; c, chez* **Aphaenops bucephalus**, *de la grotte de Liqué (Pyrénées), l'évolution atteint son maximum : grosse tête, mandibules, antennes et pattes allongées, prothorax petit; d, la même évolution se retrouve chez* **Trichaphaenops sollaudi** *de la grotte des Faux Monnayeurs (Jura).*



G. Hodebert

Du point de vue écologique, on peut distinguer, dans l'ensemble hétérogène d'espèces qui constitue la faune cavernicole, trois catégories : celles qui sont strictement inféodées aux grottes, qui ne peuvent en sortir et qui y passent toute leur vie, sont les *troglobies;* d'autres fréquentent les grottes sans y être confinées d'une façon absolue : ce sont les *troglophiles;* enfin, les hôtes occasionnels, qui trouvent dans les grottes un milieu de vie provisoire, sont les *trogloxènes*.

En nous limitant aux troglobies terrestres, l'inventaire des formes connues nous montre que, par ordre d'importance, les Coléoptères arrivent en tête. Ce sont, pour la plupart, des Carabiques ou des Bathyscinae appartenant au grand groupe des Staphylinoidea; les autres groupes de Coléoptères ne sont que peu ou pas représentés, et il n'y a en particulier aucune espèce phytophage, les Végétaux ne pouvant pas pousser dans les grottes en l'absence de lumière. Seuls des Animaux omnivores à tendances saprophages et des carnassiers peuvent vivre dans les grottes; or, à l'exception des Coléoptères, les autres Ptérygotes (Lépidoptères, Hyménoptères, Hémiptères, etc.) sont en grande majorité phytophages; c'est pourquoi, sauf dans de très rares cas, ils n'ont pas colonisé les grottes.

Parmi les Carabiques, les espèces troglobies les plus nombreuses appartiennent à la sous-famille des Trechinae, de répartition mondiale, et surtout à la tribu des Trechini, dont les représentants cavernicoles sont particulièrement nombreux dans les montagnes du système alpin (Pyrénées, Alpes, Apennins, Carpathes, Caucase), mais aussi au Japon, aux États-Unis, au Mexique et en Nouvelle-Zélande. En France, les genres les plus remarquables habitent les Pyrénées : ce sont les *Aphaenops* et les *Geotrechus;* les *Speotrechus* occupent les Causses et les Cévennes; les régions karstiques des Balkans, en particulier en Yougoslavie et en Roumanie, sont peuplées de nombreux genres : *Pheggomisetes, Nannotrechus, Oreotrechus* et *Aphaenopsis.* Le genre *Duvalius* est présent dans une grande partie de l'Europe et en Afrique du Nord; les *Trichaphaenops* peuplent quelques grottes des Alpes et du Jura.

Le groupe des Trechini est intéressant, car une étude des nombreuses espèces qu'il renferme permet de suivre le passage progressif d'un type primitif, humicole, à un type cavernicole. Les espèces primitives, épigées, sont ailées, pigmentées, pourvues d'yeux bien développés, et ont un prothorax peu développé; ce type se trouve chez de nombreuses espèces de *Trechus* qui vivent dans la litière, parmi les feuilles mortes, toujours dans les endroits humides. Le stade ultérieur d'évolution est représenté par d'autres espèces de *Trechus,* encore pigmentées et pourvues d'yeux, mais devenues aptères et dont le prothorax est plus développé.

C'est à partir de ce stade que s'est produite l'évolution souterraine, selon deux voies divergentes. Dans le premier cas, on a abouti à un *type anophtalme* (c'est-à-dire privé d'yeux), comme les *Geotrechus* des Pyrénées ou les *Duvalius* (aux yeux très réduits), qui sont des endogés vivant dans les ravins humides exposés au nord et se rencontrant fréquemment sous les grosses pierres profondément enfoncées dans le sol ou bien aux entrées de grottes, ou même sous les planchers stalagmitiques de ces grottes; dans ces genres, la séparation entre endogés et troglobies est parfois difficile. Dans le second cas, l'évolution a abouti à un *type aphénopsien,* représenté en France par les *Aphaenops* et *Arctaphaenops,* et en Amérique du Nord par les *Neaphaenops* et *Mexaphaenops*. Les espèces de type aphénopsien sont dépigmentées, aveugles et aptères; mais elles diffèrent des espèces endogées par l'allongement du corps et des appendices : les antennes dépassent parfois la longueur du corps, les pattes et les mandibules sont très longues, le prothorax est rétréci et souvent plus long que large avec les côtés effacés, enfin, les téguments deviennent minces, transparents et souples. Les Trechini de type aphénopsien sont des prédateurs qui chassent sur les concrétions calcaires et les parois stalagmitiques ruisselantes d'eau ainsi que sur les bancs d'argile abandonnés par les rivières souterraines en périodes de basses eaux. On peut les voir déambuler lentement, s'orientant à l'aide de leurs longues antennes et des soies sensorielles démesurées qui recouvrent leur corps et particulièrement les élytres. Ils s'enfuient rapidement au moindre bruit provoqué par

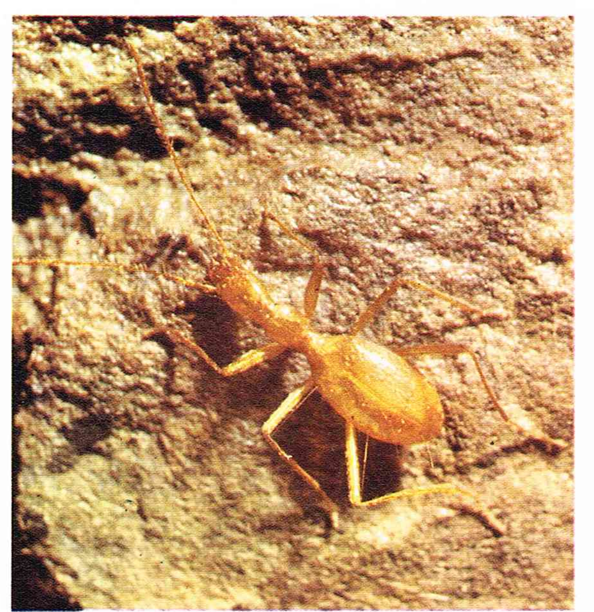
les spéléologues. La lumière les met en fuite bien qu'ils soient aveugles. Peut-être sont-ils sensibles au rayonnement infrarouge.

Il est très probable que les Trechini de type aphénopsien dérivent d'ancêtres nivicoles qui vivaient à l'ère tertiaire au bord des névés et qui se sont enfoncés dans les grottes à la suite des changements climatiques ayant provoqué la disparition de la neige, au moins pendant une partie de l'année. Cette hypothèse est étayée par plusieurs observations. Ainsi, en Algérie dans les monts du Djurjura, des trous remplis de neige sont habités par *Trechopsis lapiei,* qui a déjà un certain faciès aphénopsien; il en est de même en Yougoslavie pour *Anophtalmus nivalis* des montagnes de Slovénie. Les *Trichaphaenops* des grottes glacées des Alpes vivent actuellement dans un habitat qui doit être très semblable à celui de leurs ancêtres nivicoles. Dans le pays basque, les *Aphaenops* du gouffre de la Pierre Saint-Martin sont installés dans une caverne qui était entièrement recouverte par un glacier à l'époque quaternaire; leurs ancêtres se sont enfouis sur place pour survivre lors du réchauffement du climat. Actuellement, c'est en hiver, lorsque la neige recouvre les hauteurs qui entourent la région de la Pierre Saint-Martin, que ces *Aphaenops* manifestent la plus grande activité et se reproduisent, ce qui peut être interprété comme un vestige de leur vie nivicole ancestrale.

Parmi les autres Carabiques troglobies, il faut signaler quelques genres de la sous-famille des Pterostichinae : des *Troglorites* des Alpes-Maritimes et de la Navarre espagnole, des *Lianoe* des grottes pyrénéennes et des *Zariquieya* de Catalogne. Dans la super-famille des Staphylinoidea, ce sont surtout les Catopidae de la sous-famille des Bathyscinae, qui comprend plus de sept cents espèces répandues surtout dans l'Europe méridionale, qui constituent les troglobies les plus remarquables. Ces Coléoptères sont des saprophages qui peuvent pulluler dans les grottes où la nourriture est abondante, par exemple à la suite d'apports de débris végétaux de l'extérieur, lors des crues. On peut reconstituer l'évolution des Bathyscinae vers la vie souterraine, comme celle des Trechinae. Le stade initial est constitué par des espèces muscicoles, comme les *Bathysciola,* qui sont déjà dépigmentés et ont des yeux très réduits. Le deuxième stade est formé par des endogés ou des cavernicoles peu spécialisés comme les *Speonomus* pyrénéens, les *Cytodromus* alpins, qui ont conservé l'aspect ovoïde et les appendices courts des muscicoles. Ultérieurement, le corps s'est allongé ainsi que les pattes, les antennes et le prothorax. Ce stade caractérise des troglobies déjà évolués, parmi lesquels on peut citer *Isereus* des grottes du Vercors et *Pholeuon* des Carpathes. C'est le *type pholeuonoïde* dont beaucoup de représentants vivent dans les grottes glacées. Le type le plus évolué, appelé *leptodiroïde*, est représenté par *Leptodirus hohenwarti* des grottes d'Istrie, espèce de grande taille (près de 1 cm), aveugle, dont les pattes et les antennes sont très allongées, mais surtout dont l'avant-corps est très étiré et l'arrière-corps presque sphérique grâce au renflement des élytres. C'est aussi le plus ancien Insecte cavernicole connu puisqu'il a été découvert en 1831.

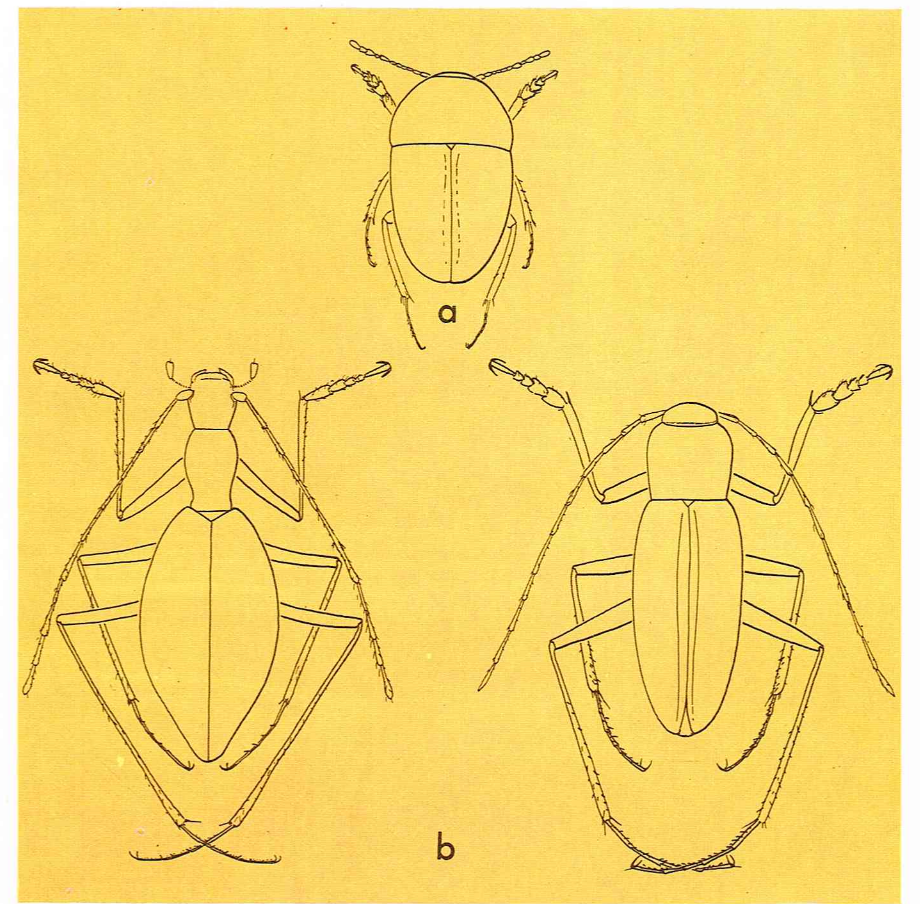
Les autres ordres d'Insectes Ptérygotes comprennent rarement des espèces troglobies. Parmi les Diptères, la découverte récente de moustiques troglobies dans les grottes d'Afrique a été un événement. *Allopnyxia patrizii,* de la famille des Sciarides, vit dans une grotte d'Italie aux environs de Rome; les ailes du mâle sont réduites et la femelle est aptère; les yeux n'ont que quelques ommatidies et les ocelles sont absents. Parmi les Dictyoptères, seules deux espèces de blattes du genre *Spelaeoblatta* vivant dans les grottes de Birmanie méritent le titre de troglobies. Chez les Aptérygotes, les Collemboles qui recherchent l'humidité ont tendance à peupler les grottes et y abondent. Cependant, les troglobies vrais appartiennent surtout à la famille des Entomobryides. Ils sont caractérisés par la dépigmentation du corps, les yeux réduits ou disparus, les organes sensoriels souvent plus développés que chez les formes de surface, ainsi que l'allongement des pattes et des antennes.

Les descriptions que nous venons de donner des principaux types morphologiques d'Insectes troglobies montrent chez ceux-ci l'existence de caractères communs : la dépigmentation, la perte des yeux, l'allongement des pattes et des antennes, et la gracilité du corps.



A. Margiocco

◀ *Un* Aphaenops *de l'Argentine.*



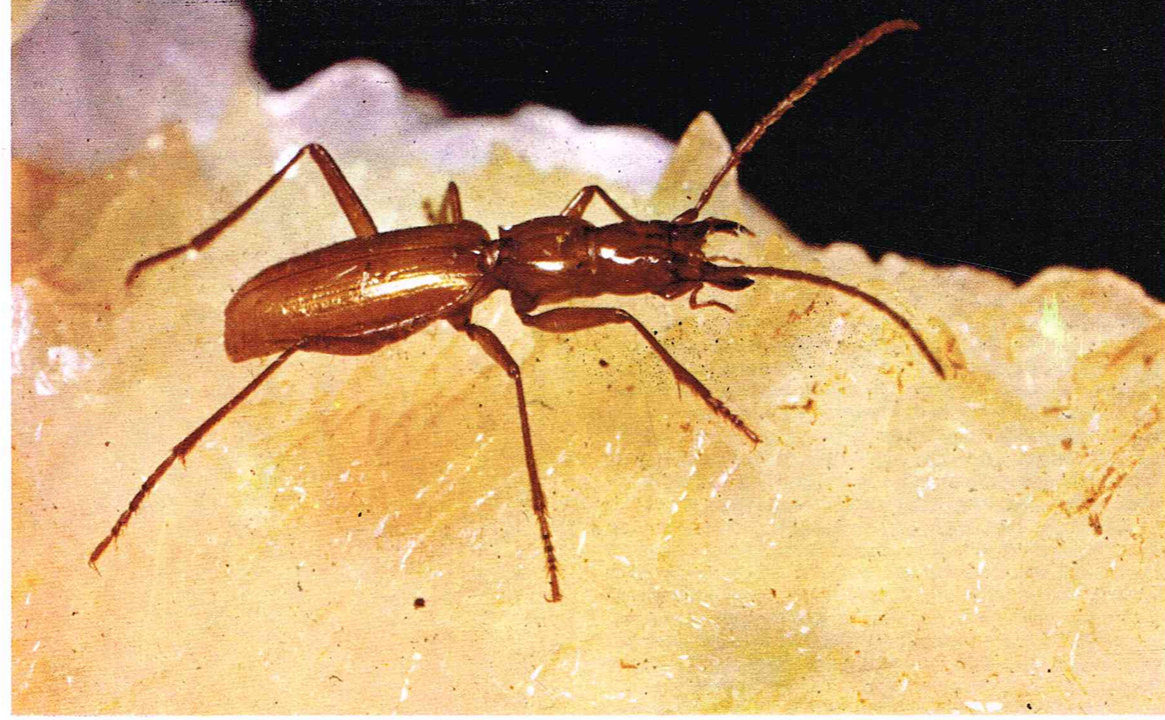
G. Hodebert

▼ *En haut, évolution chez les Bathyscinae; a, le stade* Bathysciola *des espèces muscicoles présente une forme en lentille; b, forme allongée chez* Isereus *et* Astagobius, *espèces cavernicoles à pattes et antennes allongées; en bas, le stade extrême est représenté par* Leptodirus hohenwarti *remarquable par sa physogastrie; il habite les grottes de l'Istrie.*



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

▶ *Parmi les Carabiques, les espèces troglobies les plus nombreuses appartiennent aux Trechinae, tel* **Allegrettia boldorii.**



C. Bevilacqua

▼ *Les Lépidoptères sont également présents dans les grottes, ainsi les Géométridés sont représentés par les* **Triphosa.**



G. Cappa

Les biologistes sont divisés sur l'explication de ces particularités. Pour certains, il s'agit d'une adaptation au milieu souterrain, d'une réaction commune des Insectes à des conditions de milieu très particulières, par exemple, une température constante, une forte humidité, l'obscurité, le calme de l'air, etc. Cette explication, fondée sur les idées de Darwin relatives à la sélection naturelle, n'est pas admise par tous. D'autres biologistes font remarquer que, d'une part, ces caractères ne sont pas présents chez tous les vrais troglobies, et que, d'autre part, ils existent déjà chez les ancêtres muscicoles ou nivicoles qui sont effectivement souvent remarquables par la gracilité de leurs formes. Ainsi, le type cavernicole ne serait pas un produit de l'adaptation à la vie souterraine, mais serait la conséquence d'une évolution orientée, d'une *orthogenèse* se poursuivant indépendamment du milieu, toujours dans le même sens dans un certain nombre de lignées. Les ancêtres des troglobies seraient entrés dans les grottes parce que leur degré d'évolution leur rendait la vie épigée impossible, étant donné les conditions climatiques. Leur évolution orthogénétique aurait ainsi pu se poursuivre sans entraves pendant des millénaires dans le milieu très stable qu'est le milieu cavernicole, où, de plus, la concurrence est très faible et la sélection naturelle à peu près nulle. Les troglobies très évolués n'auraient certainement pas pu subsister dans le domaine épigé, où ils auraient été éliminés par des espèces plus vigoureuses, mieux armées pour la « lutte pour la vie ». Dans cette hypothèse, le milieu cavernicole serait donc un refuge pour des Animaux inadaptés aux conditions du monde actuel.

Les caractéristiques physiologiques des Insectes cavernicoles sont tout aussi remarquables que leurs particularités morphologiques; leur métabolisme est très ralenti, et, surtout, leur taux de reproduction est bien plus faible que chez les espèces épigées voisines. Des comparaisons quantitatives précises ont pu être effectuées grâce à des élevages de Collemboles. Les espèces troglobies ont une longévité plus grande que les espèces des couches superficielles du sol (en moyenne trois mois au lieu d'un mois et demi), une maturité sexuelle plus tardive, une durée d'ovogenèse plus longue, une ponte réduite à une quinzaine de gros œufs au lieu de quarante à cinquante petits œufs et un développement embryonnaire plus long. Chez *Typhlogastrura balazuci,* espèce troglobie, en trente-huit mois la descendance d'une femelle comprend trois générations et cinquante mille individus, alors que *Ceratophysella engadinensis,* espèce des couches superficielles du sol, engendre, en vingt-trois mois seulement, une descendance formée également de trois générations, mais comprenant cinq millions d'individus.

Pendant longtemps, le mode de développement des Coléoptères troglobies a été un mystère. Il est éclairci pour quelques espèces, grâce à des élevages réalisés dans les grottes mêmes où vivent ces Insectes. Prenons l'exemple du Bathyscinae *Speonomus longicornis* des grottes pyrénéennes. La femelle ne pond qu'un seul œuf à la fois. Cet œuf, bourré de réserves, donne naissance à une larve qui mène une vie libre réduite à quelques jours, ou même quelques heures. C'est pourquoi on n'avait jamais réussi à en trouver dans les grottes. La larve se creuse une logette dans l'argile, s'y enferme et y reste en diapause durant cinq à six mois, puis elle se nymphose. La larve ne s'accroît pas, ne mue pas et ne se nourrit pas au cours de sa vie. Il n'y a donc dans cette espèce qu'un seul stade larvaire, alors que les Coléoptères en comptent normalement au moins trois. Chez le Trechinae *Aphaenops cerberus,* le cycle est semblable : il y a réduction du nombre d'œufs pondus et la larve ne se nourrit pas, mais il est moins simplifié, car il y a au moins deux stades larvaires.

Les grottes ne sont pas habitées uniquement par des troglobies. L'entrée d'une grotte se présente souvent comme un vaste porche prolongé par un couloir qui est une zone de transition avec le monde extérieur. La lumière s'y atténue progressivement, l'humidité y devient plus élevée et les fluctuations thermiques plus faibles. Ces entrées de grottes sont peuplées par des espèces trogloxènes constituées par des Arachnides et des Insectes et qui constituent ce que l'on appelle *l'association pariétale.* On y trouve surtout des Diptères en abondance : des Mycétophilides *(Rhymosia)* et des Culicides, par milliers quand les conditions sont favorables. Les Lépidoptères, moins nombreux, sont des Géométridés comme *Triphosa dubitata,* des Noctuides et des Microlépidoptères. Les Trichoptères sont également présents de même que des Hyménoptères Ichneumonides et des Orthoptères des genres *Dolichopoda* et *Troglophilus;* ces derniers étaient déjà connus de l'homme préhistorique qui nous en a laissé une gravure sur un os de bison. Parmi les Coléoptères, les *Choleva* sont les plus fréquents. En Afrique, il existe aussi des punaises carnassières de la famille des Réduvides.

Tous ces Insectes recherchent la faible lumière, la grande humidité, les températures constantes et peu élevées qui leur sont indispensables à un moment donné de leur vie. Beaucoup viennent dans les grottes en été, d'autres en hiver. Ainsi, les *Choleva* passent l'été en diapause dans les entrées, ce qui leur est indispensable pour pouvoir se reproduire. Quant aux grandes sauterelles du genre *Dolichopoda,* elles sortent la nuit lorsque les conditions ambiantes du milieu extérieur sont semblables à celles des entrées des grottes.

Beaucoup de grottes renferment d'importantes colonies de chauves-souris qui déposent sur le sol de grandes quantités de guano. Celui-ci est exploité par des Insectes *guanobies,* qui s'en nourrissent; il s'agit surtout des Collemboles et des Diptères, mais il s'y ajoute, dans les régions tropicales, des blattes et même des chenilles de Tinéides. Tout ce monde grouillant est la proie des prédateurs, dont les plus caractéristiques sont des Coléoptères Carabiques du groupe des Sphodrides comme les *Laemosthenus,* ainsi que des staphylins, comme *Atheta subcavicola.* Mais les guanobies recherchent le guano et non la grotte. Ils dérivent de formes coprophages ou vivant dans les terriers de Mammifères.

Un dernier milieu souterrain doit être mentionné rapidement car il renferme très peu d'Insectes : il s'agit des eaux souterraines, surtout riches en Crustacés. Les Insectes que l'on y rencontre sont des Coléoptères Dytiscides aveugles ou aux yeux réduits. Les espèces du genre *Siettitia*, connues seulement par quelques exemplaires, se rencontrent parfois en Provence, dans l'eau des puits ; le genre *Phreatodytes* vit dans les eaux souterraines du Japon.

Les Insectes commensaux

Beaucoup d'Insectes s'installent dans les gîtes d'autres espèces et y sont tolérés : ce sont des commensaux. Les liens qui unissent le commensal à son hôte peuvent être plus ou moins étroits ; en général, les commensaux sont assez éclectiques dans leur choix ; certains peuvent même se passer d'hôte et mener une vie libre.

Les commensaux qui habitent les terriers de Mammifères ou les nids des Oiseaux sont appelés *pholéobies* lorsque toute leur vie se passe obligatoirement dans la demeure de l'hôte ; ils sont dits *pholéoxènes* lorsqu'ils ne s'y trouvent qu'occasionnellement.

Beaucoup de commensaux sont attirés dans les terriers et les nids par la température élevée qui y règne et qui est indispensable à leur survie ; on a pu le démontrer dans le cas du staphylin *Microglotta nidicola*, qui, dans nos régions, ne peut s'accoupler qu'à une température nettement supérieure à celle qui règne dans le milieu extérieur.

D'autres commensaux recherchent l'humidité ; tel est le cas des Insectes qui habitent les terriers des Rongeurs des régions steppiques d'Afrique du Nord ou d'Asie. Enfin, les déjections de l'hôte ont un rôle attractif certain pour beaucoup d'Insectes comme les *Blaps* qui s'en nourrissent. Cette dernière catégorie forme la transition avec les guanobies qui vivent dans les grottes, mais que l'on peut aussi considérer comme des commensaux des chauves-souris.

La faune des nids et des terriers peut être fort riche : on a recensé, dans les terriers de la marmotte des Alpes, cent dix espèces de Coléoptères.

Les commensaux les plus intéressants sont les *myrmécophiles*, hôtes des fourmis, et les *termitophiles*, hôtes des termites. Les espèces qui s'installent dans les nids des Insectes sociaux en question y trouvent, tout d'abord, des conditions de milieu très spéciales : une température beaucoup plus stable que dans le milieu environnant et plus élevée en hiver, au moins dans nos régions, une humidité relative constante et élevée, l'obscurité, parfois, une atmosphère chargée de divers gaz absents dans l'air normal (comme dans les nids de fourmis Dorylines) et, enfin, de la matière organique décomposée, plus ou moins abondante. Un grand nombre d'espèces animales exploitent les colonies d'Insectes sociaux. Les unes le font occasionnellement comme prédateurs ou comme hôtes temporaires, mais la plupart dépendent de leur hôte pour leur survie au moins à un stade de leur développement. Les relations établies peuvent parfois être assez lâches et facultatives. C'est le cas de celles qui s'établissent entre des Diptères Tachinides et Conopides et des fourmis magnans. Dans ce cas les commensaux suivent les colonnes de chasse de leurs hôtes, dans le dessein de parasiter les blattes et les grillons fuyant leurs abris.

Outre de très nombreux Acariens, on peut découvrir dans les fourmilières des Insectes très variés. Les Collemboles sont représentés par des Entomobryidae et les Thysanoures par des Nicoletiidae ; on trouve aussi de petits grillons du genre *Myrmecophila*, diverses blattes comme *Myrmecoblatta*, *Attaphila* et *Nothoblatta*, des Homoptères, pucerons, cochenilles et Cercopidae, des Hémiptères comme les Réduvides du genre *Ptilocerus*, qui sont attirés par l'odeur de la substance déposée le long des pistes des fourmis *Hypoclinea*, et qui dévorent les ouvrières et quelques Psocoptères. Parmi les Névroptères, on peut citer les Chrysopides du genre *Nadiva*, dont les larves vivent dans les fourmilières de *Camponotus*. Les Coléoptères comprennent les types de myrmécophiles les plus nombreux. Les Paussides, dont toutes les espèces vivent avec les fourmis et dont la morphologie est très modifiée par le mode de vie, sont parmi les plus intéressants. Tous les Paussides habitent les régions tropicales, sauf *Paussus favieri*, qui se trouve en France dans les nids de *Pheidole pallidula* de la région de Banyuls.



C. Bevilacqua

▲ **Blaps gigas**, *comme beaucoup d'Insectes, vit en commensal des habitants des terriers de Rongeurs.*





A. Margiocco

◀ *Les Coléoptères comprennent les types de myrmécophiles les plus nombreux, ici* **Paussus raffigurato**,



▼ *Diptères du genre* **Thaumatoxena** *dans une termitière en République centrafricaine.*



M. Boulard

Les Limulodides sont des hôtes des Dorylines ; beaucoup de Léiodides et surtout des Psélaphides et des Clavigérides vivent avec les fourmis. Chez les Scarabéides, les cétoines *Cremastocheilus* sont, à l'état larvaire, des prédateurs obligatoires des larves de leur hôte. Les Lathridiides *Coluocera* et *Merophysia* se rencontrent surtout avec des fourmis du genre *Messor* dont ils mangent les réserves de graines. Signalons enfin le curieux Brenthide *Amorphocephalus coronatus*, qui habite, dans le sud de la France, les nids de *Camponotus*. Chez les Lépidoptères beaucoup de chenilles de Lycénides sont des hôtes obligatoires des fourmilières.

Les termitophiles sont moins bien connus et sans doute moins nombreux. On trouve, dans les termitières, des Collemboles, de rares blattes, des Homoptères de la famille des Termitococcides qui vivent avec les *Capritermes* et les *Leucotermes*, des Hémiptères Termitaphidides, divers Coléoptères, en particulier des staphylins, tels les *Termitopullus* qui mordent les larves de leur hôte pour en absorber l'hémolymphe. Les plus modifiés des termitophiles sont des Diptères Psychodides *(Termitodipteron)*, Cécidomyides (*Termitomastus*, qui vit avec le termite *Anoplotermes*), Phorides, et surtout les extraordinaires Termitoxénides dont l'abdomen est physogastre, c'est-à-dire court, renflé et presque sphérique. La physogastrie est d'ailleurs un caractère assez fréquent chez les Insectes termitophiles et myrmécophiles ; on l'observe aussi chez divers staphylins.

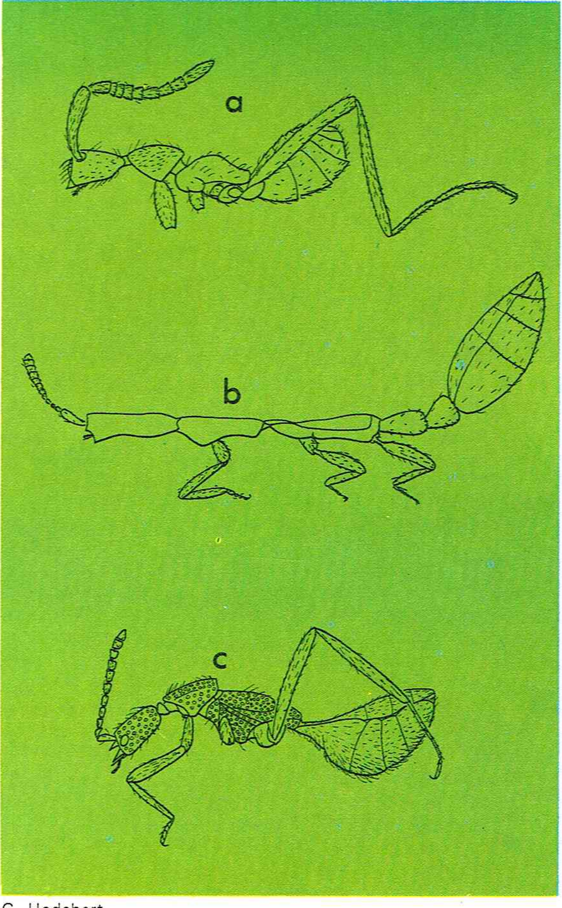
Quelles sont les activités de ces Insectes et quels sont leurs rapports avec leurs hôtes ? Il est difficile de donner une réponse générale à cette question, mais un certain nombre d'exemples bien étudiés peuvent fournir un aperçu de la biologie des commensaux des fourmis et des termites. Les commensaux des Insectes sociaux ont dû tout d'abord subir une évolution profonde de leur régime alimentaire. Les cétoines du genre *Cremastocheilus* sont devenues des carnivores qui attaquent et dévorent les fourmis. A l'état larvaire, les autres cétoines vivent dans les matières végétales en décomposition dont elles se nourrissent (surtout le bois) ; à l'état adulte elles sont floricoles. Les grillons *Myrmecophila* et les blattes *Attaphila* recherchent les sécrétions de leurs hôtes ; les autres grillons et blattes sont phytophages ou détritivores. Le Coléoptère Nitidulide *Amphotis marginata*, qui sollicite les fourmis *Lasius* pour obtenir d'elles des gouttelettes de nourriture régurgitées, a des proches parents, les *Epuraea*, qui sont des suceurs de sève.

Le plus important pour les commensaux, surtout pour les myrmécophiles, est de se faire adopter et de survivre, car les fourmis sont agressives et ne tolèrent guère d'intrus dans leurs nids. Or, même des chasseresses aussi redoutables que les Dorylines (les fourmis magnans) donnent asile à des hôtes. Certains échappent aux fourmis grâce à la rapidité de leur fuite ou à leur petite taille et leur absence d'odeur qui leur permettent de passer inaperçus. Beaucoup d'autres ont acquis une forme qui ne donne pas prise aux attaques des mandibules de l'agresseur ; ce sont les commensaux de *type protégé*, que l'on trouve surtout chez les Coléoptères, staphylins, Histérides, Limulodides, Scarabéides, et chez les Diptères Phorides, comme les *Thaumatoxena*. Le corps de tous ces Insectes protégés est généralement de forme ovoïde lisse, sans relief ; leurs pattes et leurs antennes sont rétractiles et leurs tergites très développés constituent une sorte de bouclier dorsal. De plus, des coaptations permettent souvent l'enroulement du corps. Aussi le commensal est-il pratiquement inattaquable.

D'autres commensaux sont de *type mimétique*, surtout chez les myrmécophiles. La ressemblance avec les hôtes est souvent extraordinaire, en particulier chez les staphylins *Myrmeciton*, *Mimanomma*, *Ecitosus* et *Aenictoteras*, qui vivent avec des fourmis Dorylines nomades, particulièrement agressives mais aveugles. La forme de leur corps est suffisamment proche de celle de l'hôte pour tromper ses sens tactiles. Le corps s'allonge, ainsi que les pattes et les antennes ; une structure comme le pétiole, qui correspond à l'étranglement des premiers segments abdominaux des fourmis, a même été imitée par au moins sept groupes de staphylins myrmécophiles. La physogastrie présente chez diverses espèces de staphylins termitophiles correspond à une autre sorte de mimétisme. On pense que la dilatation de l'abdomen, dont les tergites sont réduits à de minces bandes, rappelle celle qui existe chez les énormes reines de termites, ce qui trompe les ouvriers et les soldats. Cette hypertrophie abdominale ne se manifeste que lors d'une phase de croissance post-imaginale, le jeune staphylin ayant une forme normale lorsqu'il émerge de son enveloppe nymphale. L'abdomen est toujours plus ou moins redressé vers le haut et recourbé vers l'avant.

Le record dans l'imitation est détenu par *Coatonachthodes ovambolandicus*, qui vit avec un termite africain du genre *Fulleritermes*. Cet extraordinaire staphylin porte sur l'abdomen quatre paires de diverticules, en forme de doigts de gant, appelés *exudatoria*. En vue dorsale, la ressemblance avec un ouvrier de termite est saisissante. La physogastrie existe aussi chez les Diptères et elle atteint un développement maximal chez le Termitoxénide *Cheiloxenia obesa*, hôte du termite africain *Allodontermes giffardii*. Chez ce Diptère, les deux premiers segments de l'abdomen recouvrent le thorax et même une partie de la tête ; la partie principale de l'abdomen est formée par le troisième segment, qui constitue une masse sphérique munie de deux exudatoria. Ces exudatoria, qui existent aussi chez d'autres termitophiles, ont un rôle énigmatique. Certains estiment qu'ils produiraient une substance recherchée par les termites ; en réalité, ils ne renferment pas de cellules sécrétrices, mais de nombreux sensilles qui seraient des organes sensoriels.

Des sécrétions dont les fourmis sont friandes sont produites par de nombreux commensaux, que l'on appelle des *symphyles* car les fourmis les recherchent et les soignent. Il y a des symphyles parmi les Diptères Phorides et les Hyménoptères Diaprides. Mais ce sont surtout chez les Coléoptères qu'ils sont nombreux ; on en connaît au moins huit cents espèces, appartenant surtout aux familles des Paussides, des Staphylinides et des Clavigérides. La plupart des symphyles produisent, grâce à des glandes épidermiques, des substances activement recherchées par les fourmis et que l'on a nommées « substances d'apaisement » car elles conduisent les fourmis à se montrer accueillantes et à adopter l'Animal qui les produit. Les glandes qui sécrètent ces produits débouchent souvent à la base de poils dorés, les trichomes. Le rôle de ces substances d'apaisement est encore mal connu :



G. Hodebert

▶ ***Exemples de Staphylinides mimétiques vivant avec les fourmis Dorylines :*** *a,* **Myrmeciton antennatum ;** *b,* **Mimanomma spectrum ;** *c,* **Ecitosius gracilis.**

s'agit-il de simples aliments ou de produits mimant les phéromones de la fourmi ? Une étude biochimique serait nécessaire pour répondre.

Les symphyles présentent presque toujours des caractères morphologiques communs, la réduction et la fusion des articles antennaires comme chez les Paussides et les Clavigérides, et la réduction des pièces buccales ; les symphyles se font en effet souvent gaver par les fourmis qui leur régurgitent de la nourriture. Les sécrétions des symphyles ont parfois un effet néfaste sur les fourmis ; elles agissent comme des drogues qui perturbent profondément leur comportement. *Paussus favieri*, qui vit dans les nids de *Pheidole pallidula*, est toléré bien qu'il se nourrisse des larves de ses hôtes ; il dévore parfois même des ouvrières. De plus, les autres ouvrières lèchent le corps du *Paussus* enduit d'une substance si agréable que les fourmis en oublient de chasser leur dangereux commensal.

Le cas des staphylins *Lomechusa* qui vivent en France dans les nids de *Formica* est analogue ; les ouvrières de *Formica* recherchent avidement les sécrétions de *Lomechusa* et elles en sont intoxiquées au point de négliger leur couvain. Lorsque cela arrive, les larves, mal nourries, se transforment fréquemment en individus anormaux, ou pseudogynes, ayant la taille des ouvrières mais le thorax des femelles et incapables de travailler. Les *Lomechusa* dévorent alors tranquillement les larves des fourmis et la population de la colonie décline lentement.

Les Insectes parasites

On désigne sous le nom de parasite une espèce qui se nourrit aux dépens d'une autre, appelée hôte et généralement unique, mais qui ne la tue pas. Les Insectes parasites sont en général situés à l'extérieur de leur hôte, et ce sont alors des *ectoparasites* qui sucent le sang des Vertébrés, comme les puces, les poux ou les punaises des lits. Quant aux *endoparasites*, ils sont rares chez les Insectes : c'est le cas de quelques Strepsiptères. Les Insectes parasitant d'autres Insectes sont rares également : on ne peut guère citer que les Strepsiptères qui vivent chez des Hyménoptères. Tous les autres Insectes parasites vrais sont les hôtes de Vertébrés ou d'autres Invertébrés comme des Mollusques ou des cloportes.



Marka

▲ *Larves d'Apanteles parasites d'une larve de Sphingide, sur laquelle elles élaborent leur cocon. Ces parasites peuvent être à leur tour parasités par d'autres insectes appelés hyperparasites.*

La plupart des Insectes que l'on désigne en général sous le nom de parasites sont en réalité des *parasitoïdes*. Vis-à-vis de l'hôte ils se comportent tout d'abord en parasites, en respectant ses organes vitaux, mais à la fin de leur développement ils deviennent des prédateurs et le mangent.

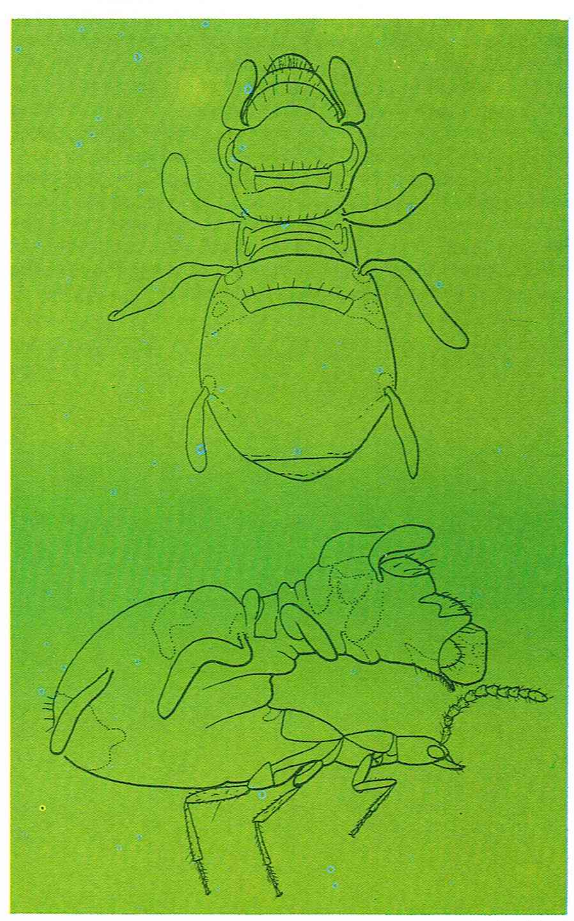
Les parasitoïdes sont nombreux chez les Hyménoptères ainsi que chez les Diptères, rares chez les Coléoptères et absents chez les Aptérygotes. Tous ces parasitoïdes sont qualifiés de *protéliens* car, à l'état d'imago, ils mènent une vie libre, souvent sur des fleurs, et les larves seules sont parasites.

On distingue des espèces *monophages* qui n'attaquent qu'un seul hôte ; ainsi l'Hyménoptère *Aphelinus mali* ne parasite que le puceron lanigère. Les espèces *oligophages*, quant à elles, font leur choix parmi quelques espèces voisines : *Opius* n'attaque que les Diptères, *Cryptochetum*, un Diptère Agromyzide, parasite seulement des cochenilles. Beaucoup de parasitoïdes sont *polyphages* : par exemple le tachinaire *Compsilura concinnata* parasite plusieurs centaines d'espèces de Lépidoptères appartenant à cent trente-trois genres différents.

Il existe également des parasites de parasites, ou *hyperparasites* : *Apanteles*, Hyménoptère Braconide parasite d'Insectes comme les chenilles, est parasité à son tour par divers Ichneumonides du genre *Hemiteles* et par un Chalcidien. Cet hyperparasitisme peut avoir des aspects curieux : chez certaines espèces d'Hyménoptères Aphélinides du genre *Coccophagus*, les larves mâles vivent en hyperparasites dans des cochenilles hébergeant les larves femelles, aux dépens de ces dernières qui sont des parasites primaires.

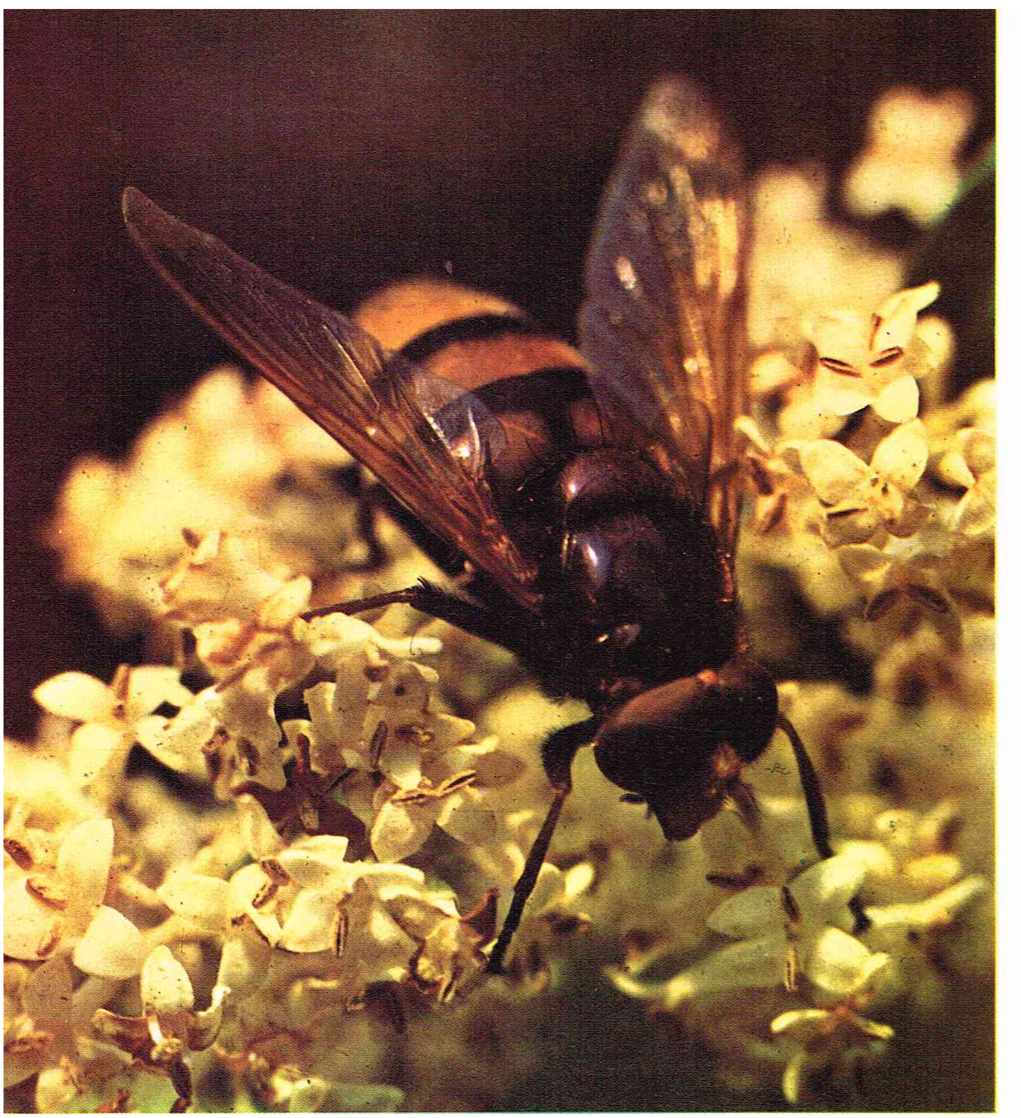
Les parasitoïdes attaquent les Insectes à tous leurs stades de développement. Ceux qui recherchent les œufs sont souvent de taille minuscule, comme par exemple les Proctotrupides et les Trichogrammides. Parmi les Hyménoptères, les familles de parasites les plus importantes sont les Ichneumonides, les Braconides, les Trichogrammides, les Ptéromalides, les Chalcidides, les Scoliides et les Tiphiides. Enfin on peut citer, parmi les Diptères, les Tachinides et les Sarcophagides.

La vie parasitaire entraîne souvent des modifications morphologiques importantes qui vont dans le sens d'une réduction des appendices et des organes sensoriels. Les femelles de Strepsiptères, comme *Xenos vesparum*, qui est un endoparasite d'Hyménoptères, ont perdu toute trace de pattes, d'antennes, de pièces buccales et d'yeux, et leur segmentation n'est plus apparente. Cependant c'est chez le Diptère africain *Ascodipteron phyllorhinae*, de la famille des Streblides, que la dégradation parasitaire atteint son maximum. Le mâle et la femelle sont normaux à l'éclosion, mais, après avoir été fécondée, la femelle se fixe sur l'oreille d'une chauve-souris, en perce la peau puis s'enfonce dans le tégument. Elle perd alors ses ailes et ses appendices ; sa tête et son thorax s'invaginent dans



G. Hodebert

◀ *Un des plus remarquables Insectes termitophiles, le staphylin* Coatonachthodes ovambolandicus *vivant avec le termite* Fulleritermes *en Afrique : en haut, vue dorsale ; en bas, vue de profil. La partie renflée de l'abdomen simule le corps d'un ouvrier de termite et les exudatoria rappellent les pattes des termites.*



C. Bevilacqua

▲ *Un Syrphide* Vollucella zonaria; *c'est un Insecte utile (floricole pollinisateur).*
▼ *A gauche, une abeille ouvrière butinant des fleurs d'aubépine; à droite, les Coléoptères du genre* Necrophorus, *ici,* N. vespilloides, *pondent dans les cadavres qu'ils enterrent, ils jouent donc un rôle utile de fossoyeurs.*

son abdomen et elle prend l'aspect d'un sac informe dans lequel les ovaires sont hypertrophiés et où seuls les stigmates permettent de reconnaître qu'il s'agit d'un Insecte.

Pour qu'un parasite puisse se développer il faut qu'il y ait coïncidence dans le temps et dans l'espace entre l'apparition du stade réceptif de l'hôte et l'apparition du stade agressif du parasite. Si l'hôte est absent ou inaccessible, ou bien encore à un stade non réceptif, le parasite ne pourra pas se développer. Cette nécessité de la *coïncidence* entre le parasite et son hôte a une grande importance pratique lorsqu'on veut entreprendre une campagne de lutte biologique contre un Insecte nuisible à l'aide d'un ennemi de l'espèce indésirable. Il faut toujours prendre soin de libérer les Insectes au bon moment pour que leur action soit efficace. Il est utile également de connaître le *complexe parasitaire* de l'espèce à contrôler, c'est-à-dire l'ensemble de toutes les espèces qui se conduisent vis-à-vis d'elle comme des parasites ou des prédateurs. Il sera ensuite possible de choisir parmi ces ennemis celui ou ceux qui seront les plus efficaces. En raison de leur fécondité élevée, parfois accrue par la polyembryonnie, les Insectes parasitoïdes jouent un rôle considérable dans le maintien des équilibres naturels, en limitant à un niveau d'abondance raisonnable beaucoup d'espèces nuisibles.

Les Insectes et l'homme

Pour beaucoup de personnes, les Insectes sont des Animaux nuisibles, dangereux, dont il convient de se débarrasser avec la plus grande énergie. Si cette opinion est justifiée dans un certain nombre de cas, il est nécessaire de rétablir la vérité : les Insectes utiles sont certainement plus nombreux que les Insectes nuisibles, même si leur rôle est souvent discret, donc ignoré. Ce rôle est suffisamment important pour être pris en considération avant d'entreprendre de fâcheuses campagnes de désinsectisation totale. Puissent les quelques exemples d'Insectes utiles traités dans ce texte modérer notre ardeur dans l'emploi du pulvérisateur à insecticide !

Les Insectes utiles

Les plus méconnus des auxiliaires de l'agriculture sont les Insectes *pollinisateurs*. On sait que la fécondation des fleurs, donc la formation des fruits et des graines, ne peut s'effectuer que si les grains de pollen sont transportés de l'étamine au stigmate du pistil. Comment se fait le transport du pollen ? Parfois c'est le vent qui l'assure, comme chez le noisetier qui fleurit très tôt, à une époque où bien peu d'Insectes sont actifs, mais, en général, ce sont les Insectes qui assurent le transport du pollen. Ils sont d'autant plus indispensables que, le plus souvent, la fécondation ne peut être assurée que par le pollen d'une autre plante de la même espèce. C'est presque toujours pour se nourrir en recherchant le nectar ou le pollen que les Insectes s'introduisent dans les fleurs ; dans tous les cas, ils se recouvrent involontairement le corps de pollen, d'autant plus facilement qu'ils ont souvent le corps très velu (abeilles, bourdons).

De nombreuses expériences ont confirmé le rôle indispensable des Insectes pollinisateurs dans le rendement des cultures de fruits ou de légumes. Des plantes en fleurs, entourées d'une cage de gaze les isolant des Insectes, ont un rendement bien inférieur à celui des témoins non isolés ; le coton produit 25 % de moins ; des branches fleuries de poirier entourées de gaze ne donnent aucun fruit. On peut affirmer que, sans l'aide des Insectes, la plupart des fruits (pommes, poires, oranges, melons, tomates, etc.) et des graines (luzerne, trèfle, sarrasin, etc.) ne pourraient être obtenus et que beaucoup de plantes de prairies et d'ornement ne donneraient jamais de graines. L'exemple le plus célèbre est celui de la vanille : les fleurs de cette Orchidée grimpante originaire du Mexique sont fécondées uniquement par des Hyménoptères du genre *Melipona*. Partout où la vanille a été introduite et où *Melipona* est absent, elle ne donne des fruits que si l'homme assure lui-même la fécondation en mettant directement le pollen en contact avec les stigmates.

Les Insectes pollinisateurs les plus importants sont des Hyménoptères et, en particulier, les abeilles et les bourdons qui viennent chercher dans les fleurs le pollen et le nectar nécessaires à leur nourriture et à celle de leurs larves. On estime que pour produire 1 kg de miel, les abeilles doivent visiter vingt millions de fleurs de trèfle, lesquelles produisent à leur tour 30 kg de graines. En termes monétaires, lorsqu'une abeille donne pour cinq francs de miel, elle fournit en même temps cent francs de graines ou de fruits par son activité pollinisatrice. Une industrie de la pollinisation commence à se créer dans plusieurs pays : des ruches d'abeilles sont louées et installées, au moment de la floraison, à proximité des vergers : les bourdons sont aussi utilisés pour le même but. De nombreux autres Hyménoptères comme les anthophores, les dasypodes, les andrènes, les halictes jouent un rôle important. Le petit Chalcidien *Blastophaga psenes* assure la fécondation des fleurs de figuier en venant y pondre.



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato



Bavestrelli - Bevilacqua - Prato

Il existe aussi beaucoup de pollinisateurs parmi les Lépidoptères. Les sphinx puisent, avec leur longue trompe, le nectar au fond de fleurs ayant une corolle étroite et profonde, et fécondent plusieurs Orchidées. *Macrosila*, dont la trompe atteint 225 mm de long, est adapté à une Orchidée de Madagascar dont les nectaires (glandes à nectar) sont situés à une profondeur supérieure à 200 mm. Les Diptères floricoles sont répartis dans de nombreuses familles : les Bibionidés, avec *Bibio marci*, ou mouche de la Saint-Marc, les Muscides du genre *Anthomya*, divers Tachinaires, Bombylides et surtout Syrphides (éristales et volucelles).

Les Insectes *nécrophages* (c'est-à-dire mangeurs de cadavres) et *coprophages* (mangeurs d'excréments) ont un rôle utile en tant que « nettoyeurs » de la surface du sol. Cette dernière est constamment encombrée de déchets; parmi les plus importants, citons les cadavres de divers Animaux et les excréments des Mammifères, abondants là où vivent de grands troupeaux.

Les Insectes nécrophages les plus remarquables sont des Coléoptères de la famille des Silphides, les silphes et les nécrophores. Les silphes, tout noirs et d'une taille pouvant atteindre 15 mm, dévorent les cadavres déjà plus ou moins putréfiés et envahis par les larves de Diptères. Les nécrophores, de taille souvent plus avantageuse, noirs avec des bandes orange sur les élytres sauf chez deux espèces entièrement noires, enterrent les cadavres. Plusieurs individus mettent leurs efforts en commun pour creuser le sol; la terre est rejetée tout autour du cadavre et, lorsqu'elle n'est pas trop dure, ce dernier peut se trouver enfoui jusqu'à 30 cm. Il ne semble pas y avoir, de la part des nécrophores, une activité coordonnée de tous les individus, chacun creusant plutôt pour son propre compte. Une femelle creuse ensuite sous le cadavre une cavité dans laquelle elle façonne une boule formée de fragments de chair putréfiée; de cette cavité part une galerie dans laquelle les œufs sont déposés çà et là. Les jeunes larves sont soignées par la mère, qui leur régurgite une bouillie provenant de chair digérée au préalable. Ce comportement est d'autant plus curieux qu'il apparaît chez des Insectes non sociaux.

Les Coléoptères coprophages se nourrissent surtout des excréments des Mammifères. Ils comprennent de nombreuses espèces, et, chez beaucoup d'entre elles, les femelles prennent soin de leur progéniture. Les coprophages appartiennent presque tous à la famille des Scarabéides. Leur biologie très étrange a fait l'objet de nombreux travaux, inaugurés par ceux de J.-H. Fabre. Certains bousiers s'installent et se nourrissent directement au sein de la masse d'excréments, les femelles se contentant de pondre leurs œufs sur place ou dans le sol situé en dessous, sans fabriquer de nid pour les jeunes larves. Ce comportement est celui des *Aphodius*. Les *Bubas* et *Onthophagus* creusent, sous la masse des excréments, un nid plus ou moins compliqué, ayant la forme d'un puits de 5 à 25 cm de profondeur, dans lequel débouchent plusieurs chambres. Dans chacune d'elles est déposé un œuf situé au milieu d'excréments que les parents vont chercher en surface. Souvent, le mâle et la femelle travaillent en collaboration. Le cas des *Geotrupes* est semblable, mais ces Insectes enterrent, en outre, des provisions de bouse pour leur consommation personnelle. *Copris* fait de même, mais la femelle n'abandonne pas ses œufs après la ponte; elle reste dans le nid souterrain, soigne ses larves et ne reparaît à l'air libre que lorsque ses descendants ont atteint le stade adulte. Le comportement le plus complexe se rencontre en Europe chez les *Scarabaeus*, les « scarabées sacrés »; ces Insectes fabriquent des sphères de bouse qu'ils entraînent au loin et enterrent soit pour se nourrir, soit pour y pondre; *Sisyphus* agit à peu près de la même façon.

Outre l'aspect remarquable de ces comportements, il convient d'insister sur l'importance économique des bousiers, car ce sont des fouisseurs acharnés. Une espèce européenne commune, *Geotrupes niger*, enterre 725 g de bouse par nid et *Copris lunaris* 300 g. Au Kansas, *Dichotomus carolinus* remue, en moyenne, 287 g de terre pour faire son nid et y enterre 48,5 g de bouse. Au mois de septembre, la densité des nids peut atteindre cinq cents à l'hectare, ce qui correspond à 150 kg de terre remuée et 25 kg de bouse enterrée. Ces chiffres, valables pour le mois de septembre, doivent être étendus à l'ensemble de la période d'activité de l'Insecte, qui dure en moyenne six mois par an, et il ne faut pas oublier qu'il existe dans la région de nombreuses autres espèces de bousiers qui ont une activité analogue.



I. Bucciarelli

▲ **Geotrupes stercocarius;** ***ce bousier possède de solides pattes fouisseuses.***

En Australie, où les bovins et les ovins ont été introduits par l'homme, les coprophages indigènes sont rares et ne s'intéressent qu'aux excréments des Oiseaux et des Marsupiaux. De sorte que les trente-trois millions de tonnes de bouse que le bétail importé rejette chaque année restent sur le sol. Ces excréments durcissent, se dessèchent et perdent leurs éléments azotés. Les bouses peuvent rester sur le sol pendant cinq ans alors que, dans les autres pays, elles disparaissent souvent en quelques heures. Les prairies australiennes perdent ainsi une quantité importante d'engrais et, en outre, les bouses recouvrent une surface non négligeable. On estime que 100 000 hectares de prairies sont perdus chaque année, car des plantes que le bétail refuse de manger se développent sur ces bouses, où l'herbe habituelle ne pousse plus. Un chercheur a eu l'idée d'introduire en Australie un certain nombre d'espèces de Scarabéides coprophages en provenance d'Europe ou d'Afrique. L'acclimatation de plusieurs d'entre elles a déjà été réussie. On espère que lorsqu'ils seront assez nombreux ces Insectes enfouiront les bouses, ce qui permettra de récupérer de nombreux hectares de prairies; en outre, des éléments fertilisants seront rendus au sol. Beaucoup de mouches ne pourront plus pondre dans les bouses, ce qui réduira les populations de ces Insectes gênants aussi bien pour le bétail que pour l'homme, et, de surcroît, vecteurs de nombreux parasites. Cet exemple montre à quel point le rôle bénéfique des Insectes peut être important.

Les Insectes utiles les plus connus sont ceux qui fournissent à l'homme des produits directement utilisables. L'abeille nous donne le miel, la cire et le pollen, le bombyx du mûrier la soie, la cochenille du Népal *(Coccus cacti)* le carmin; les cochenilles à laque sécrètent une résine rouge et translucide, connue sous le nom de laque. Si l'utilisation des Insectes dans l'alimentation, dans l'ornementation, etc., est d'importance pratique négligeable, il n'en va pas de même des Insectes entomophages, prédateurs ou parasites, qui sont des auxiliaires précieux de l'agriculture.

Les Insectes nuisibles

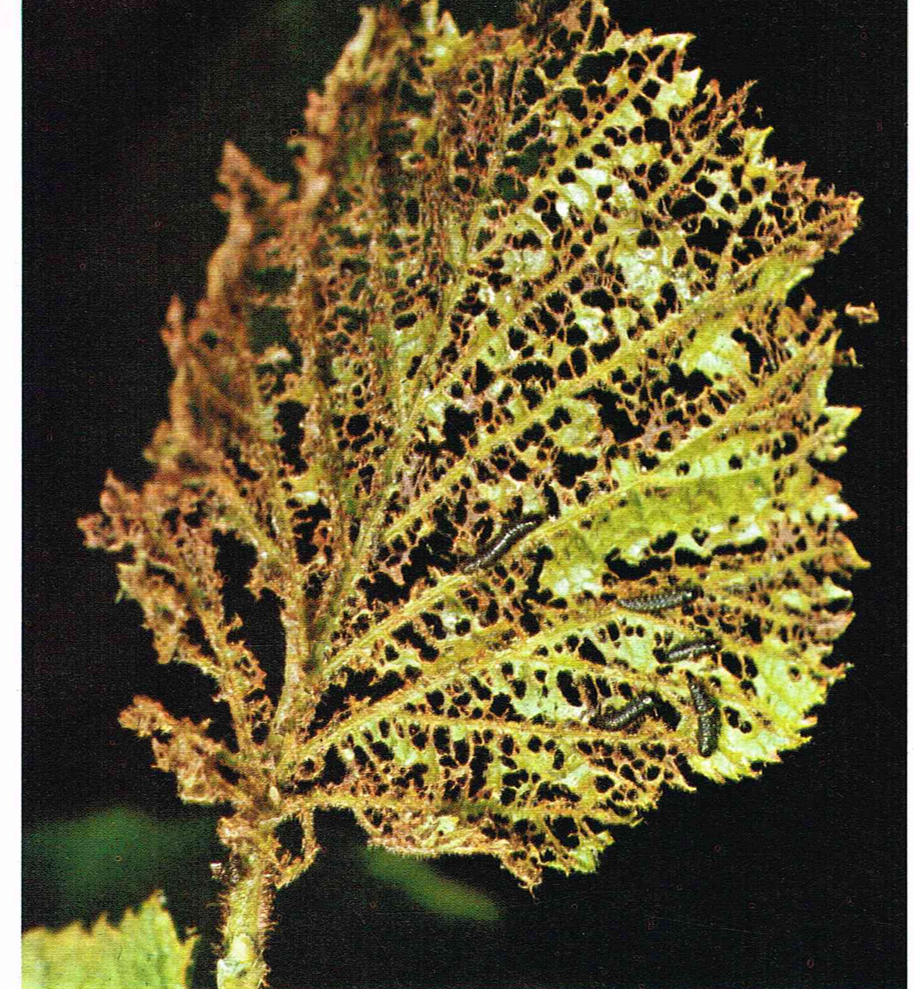
Les moyens mis en œuvre contre les Insectes nuisibles sont de deux sortes.

La première méthode, la *lutte chimique* à l'aide d'insecticides, a pris un grand essor à partir de 1945, après la mise au point, pendant la guerre, de plusieurs insecticides de synthèse dont le plus connu est le DDT. Alors que l'on avait cru pendant plusieurs années détenir avec ces produits le moyen de nous débarrasser définitivement des Insectes indésirables, il a fallu reconnaître depuis que leurs inconvénients sont fort nombreux. Tout d'abord, ils provoquent l'apparition de races résistantes qui ne peuvent

▼ ***Un scarabée sacré,*** **Scarabaeus sp.,** ***roulant sa pilule de bouse.***

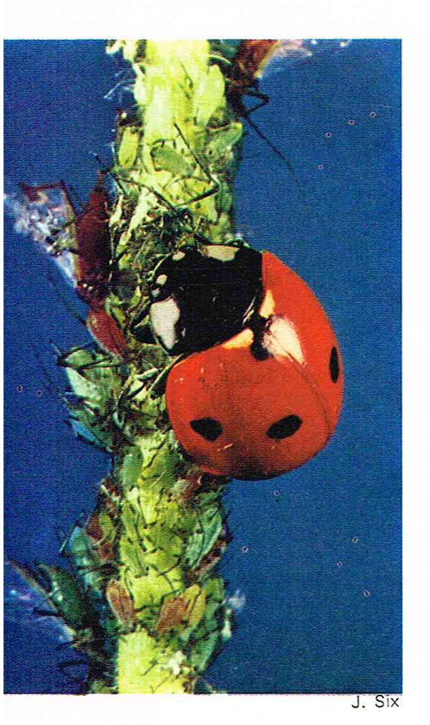


A. Margiocco



D. Giussani - L. Ricciarini

▲ *Exemple de ravages causés par les Insectes nuisibles : ici des larves de Coléoptères Chrysomélides ont dilacéré une feuille de noisetier.*
▼ *Parmi les Insectes entomophages utilisés dans la lutte contre les espèces nuisibles, les coccinelles ont un rôle efficace, notamment contre les cochenilles.*



J. Six

plus être combattues avec ces insecticides. On connaît actuellement plus d'une centaine d'espèces d'Insectes, surtout des moustiques, vecteurs de nombreuses maladies dans les pays tropicaux, résistants aux insecticides. De plus ces produits détruisent indistinctement les espèces utiles ou nuisibles. Dans la région parisienne, les abeilles ont beaucoup souffert des traitements du colza contre divers ravageurs. De nombreux Insectes pollinisateurs ou entomophages sont éliminés par les traitements insecticides. Souvent, les espèces utiles, prédatrices ou parasites, sont plus sensibles que les espèces phytophages et on aboutit, au contraire de l'effet recherché, à des ruptures d'équilibre, caractérisées par la pullulation de l'espèce dont on voulait se débarrasser, celle-ci n'étant plus contrôlée par ses ennemis naturels.

Les deux exemples les plus extrêmes que l'on puisse citer sont les suivants. En Californie, pour protéger les agrumes des attaques de la cochenille *Aonidiella aurantii*, on a fait des traitements répétés au DDT. Les effets ont été inattendus : les cochenilles ont pullulé dans les parcelles traitées, tandis que la suppression de l'usage du DDT sur des arbres traités depuis des années s'est accompagnée d'une réduction des effectifs des cochenilles au-dessous du seuil de tolérance économique. Au Pérou, dans la vallée de Canete, où la culture du coton représente une ressource importante, les ravageurs de cette plante étaient devenus tellement résistants aux insecticides qu'il fallait effectuer un traitement tous les trois jours, avec pour seul résultat d'augmenter le nombre d'espèces de ravageurs. Ce n'est que l'importation d'entomophages qui a permis de sauver la situation en réduisant le nombre de traitements en même temps que les rendements augmentaient.

Le deuxième moyen de lutte contre les Insectes et autres Animaux nuisibles et même contre les mauvaises herbes est la *lutte biologique*. Ce moyen consiste à utiliser les ennemis naturels des espèces dont on veut réduire les effectifs afin qu'elles ne causent plus de dégâts économiquement appréciables. Le premier exemple de réussite de cette méthode remonte à 1888. A cette époque, la cochenille australienne *Icerya purchasi*, qui faisait de grands ravages parmi les orangers de Californie, fut tenue en échec grâce à l'introduction de la coccinelle *Novius cardinalis* qui en est un prédateur spécifique. Depuis, de très nombreuses introductions d'entomophages ont été réalisées dans diverses régions du monde et en 1964 on dénombrait déjà cent soixante cas de réussite dans la lutte contre les Insectes nuisibles. En Europe, on peut citer l'acclimatation du Chalcidien *Prospaltella perniciosi* pour éliminer le redoutable pou de San José *Quadraspidiotus perniciosus*, ennemi des arbres fruitiers, ainsi que l'emploi du Braconide *Opius concolor* contre la mouche de l'olive *Dacus oleae*.

Les Insectes entomophages sont maintenant élevés dans de nombreux pays par milliards d'individus ; ils rendent des services appréciables à l'agriculture en prenant la relève des insecticides, souvent inefficaces et toujours dangereux. Ces quelques exemples choisis parmi bien d'autres montrent que le mépris dans lequel sont tenus les Insectes est injustifié. Il existe évidemment des espèces nuisibles, mais les services que nous rendent les espèces utiles compensent bien les dégâts commis par les premières.

BIBLIOGRAPHIE

BAUDOIN R., la Physico-chimie des surfaces dans la vie des Arthropodes aériens des miroirs d'eau, des rivages marins et lacustres et de la zone intercotidale, *Bulletin biologique France et Belgique* 89, 1955, p. 16-164. - CHAUVIN R., *Physiologie de l'Insecte*, Éd. INRA, 1949. - CHAUVIN R., *le Monde des Insectes*, Éd. Hachette, 1967, 254 p. - CHAPMAN R.-F., *The Insects, Structure and Function*, English Universities Press, London, 1969. - COUNCE S.-J. et WADDINGTON C.-H., *Developmental Systems : Insects*, Academic Press, London and N. Y., 1973. - DAJOZ R., la Digestion du bois chez les Insectes xylophages, *l'Année biologique* 7 (n.s.), 1968, p. 2-38. - DAJOZ R., *Précis d'écologie*, Éd. Dunod, 1971, 434 p. - DÉCAMPS H., *la Vie dans les cours d'eau*, « Que sais-je ? », n° 1452, Éd. Presses Universitaires de France, 1971, 128 p. - DÉLYE G., *Recherches sur l'écologie, la physiologie et l'éthologie des fourmis du Sahara*, thèse, Marseille, 1968, 155 p. - DOANE W.-W. *Role of Hormones in Insect Development*, *in* Developmental Systems, Insects, vol. 2, Éd. S.-J. Counce et C.-H. Waddington, Academic Press, London and N. Y., 1973. - EDNEY E.-B., *The Water Relations of Terrestrial Arthropods*, Cambridge University Press, 1957, 109 p. - ENGELMANN F., *The Physiology of Insect Reproduction*, Oxford, 1970. - FLORKIN M., *Aspects moléculaires de l'adaptation et de la phylogénie*, Éd. Masson, 1966, 260 p. - FLORKIN M. & SCHEER B.-T., *Chemical Zoology*, vol. V, Arthropoda, part A, Academic Press, London 1970, 460 p. - FORD E.-B., *Génétique écologique*, Gauthier Villars, édit., 1972, 448 pp. - FOX R.-M., & FOX J.-W., *Introduction to Comparative Entomology*, Reinhold Publishing Corporation, New York, 1964. - GRANDI G., *Istituzioni di entomologia generale*, Bologne, 1966. - GRASSÉ P.-P., *Traité de zoologie*, VI-VIII-IX-X, Masson édit., Paris. - HINTON M.-E., Spiracular Gills, *Advances in Insect Physiology*, 5, 1968, p. 65-162. - IMMS A.-D., *A General Textbook of Entomology*, Methuen & Co, London, 1957, 886 p. - KOCH L., Tenebrionidae of Angola, *Publicacoes culturais companhia do diamantes de Angola*, n° 39, 1958, 231 p., 43 pl. - MANI M.-S., *Ecology and Biogeography of High Altitude Insects*, W. Junk édit., La Haye, 1968, 527 p. - MARTOJA R., Quelques données récentes sur la nutrition des Insectes, *in la Biologie, acquisitions récentes*, Aubier Montaigne édit., 1965, p. 175-225. - PESSON P., *la Vie dans les sols. Aspects nouveaux; études expérimentales*, Gauthier Villars édit., 1971, 471 p. - PIERRE F., *Écologie et peuplement entomologique des sables vifs du Sahara nord occidental*, C.N.R.S. édit., 1958, 332 p., 16 pl. - ROEDER K.-D., *Nerve Cells and Insects Behavior*, Harvard University Press, Cambridge, 1963. - SELLIER R., *les Insectes utiles*, Payot édit., 1959, 286 p. - SNODGRASS R.-E., *Principles of Insect Morphology*, Mac Graw Hill édit., New York, 1935, 667 p. - VANDEL A., *Biospéléologie. La Biologie des Animaux cavernicoles*, Gauthier Villars édit., 1964, 619 p. - WALDBAUER G.-P., The Consumption and Utilization of Food by Insects, *Advances in Insect Physiology*, 5, 1968, p. 229-288. - WEBER H., *Grundrisse der Insektenkunde*, G. Fischer Verlag, Stuttgart, 1954.
WIGGLESWORTH V.-B., *The Principles of Insect Physiology*, Methuen édit., London, 1972. - WILSON E.-O., *Insect Societies*, Belknap Press of Harvard University Press, 1971, 548 p.